

R. 923

043

UB

MAÑ

bio

BIOLOGIA TROFICA, US DE L'HABITAT I BIOLOGIA DE LA REPRODUCCIO  
DE L'ASTOR ACCIPIITER GENTILIS (Linnaeus, 1758) A LA SEGARRA.

TESI DOCTORAL

SANTI MAÑOSA

DEPARTAMENT DE BIOLOGIA ANIMAL  
SECCIO DE ZOOLOGIA VERTEBRATS  
FACULTAT DE BIOLOGIA  
UNIVERSITAT DE BARCELONA

Barcelona, 1991



d'experiments d'alimentació artificial suplementària la importància de la disponibilitat tròfica en la determinació de la data de posta. El fet que les parelles que es troben en ambients no forestals (més rics en perdiu i conill) presentin dates de posta lleugerament més avançades (si bé no de forma significativa) recolza la importància que sembla tenir el factor aliment de cara a la determinació de la data de posta. La composició de la dieta, en canvi, té un paper poc rellevant pel que fa a la fenologia de posta, probablement per les mateixes causes que hem apuntat en parlar de l'èxit reproductor. En el mateix sentit podem interpretar la no existència de diferències fenològiques entre les parelles forestals i les no forestals, ja que les possibles diferències de disponibilitat de preses entre els dos medis no són suficients per a produir diferències en la data de posta si bé, com ja hem dit, si que ocasionen diferències en l'èxit reproductor.

HUHTALA & SULKAVA (1981) i HENNY et al., (1985) afirmen que les femelles d'astor joves ponen més tard que les adultes, de la mateixa manera que passa en altres espècies de rapinyaires (MEARNS & NEWTON, 1988; NEWTON et al., 1981; PIETIÄINEN, 1988) o no rapinyaires (WEIMERSKIRCH, 1990). En el nostre estudi no hem trobat que això sigui així. Com també troba MCGOWAN (1975), les femelles joves s'incorporen a la fracció reproductora de la nostra població únicament en anys de gran abundància de preses, per la qual cosa no es trobarien limitades des del punt de vista tròfic durant la realització de la posta. A més, les femelles depenen en gran part dels mascles per a l'obtenció de l'aliment suplementari que els cal per a pondre. MEIJER et al. (1988), en un estudi força exhaustiu, tampoc detecten cap influència de l'edat sobre la data de posta en Falco tinnunculus.

Els resultats que hem obtingut recolzen la hipòtesi que la disponibilitat d'aliment actua com a factor pròxim en la determinació de la data de posta. La resta de factors que presenten correlació amb la data de posta (variables meteorològiques) actuen indirectament afectant la disponibilitat

i accessibilitat de l'aliment (MEIJER et al., 1990), però el seu efecte queda amagat quan es produeixen fortes oscil·lacions en la disponibilitat de preses d'uns anys als altres, com ha estat el nostre cas. Les variacions interanuals que observem, no responen a una adaptació o ajust a les condicions ambientals, com proposa la hipòtesi de LACK (1954) (DRENT & DAAN, 1980) al moment de cria dels polls ja que: 1) Un cop estandaritzades les dates de posta de manera que s'eliminen les diferències interanuals, la data de posta més freqüent no és la més productiva; 2) no s'observa paral·lelisme entre la disminució estacional de la mida de posta (veure el capítol 7) i l'evolució estacional de l'èxit reproductor. Cal concloure, doncs, que la variació intrapoblacional i interanual de la data de posta en els astors respon més a factors fisiològics que no pas a un ajust adaptatiu tendent a maximitzar el nombre de polls produïts. Un ajust d'aquest tipus solament té sentit a nivell evolutiu i és el responsable de la conformació del patró fenològic específic i, potser, pot explicar també les diferències interpoblacionals (latitudinals i altitudinals), però no les que es produeixen al si d'una única població. Contràriament als nostres resultats, NEWTON & MARQUIS (1984) en el cas de l'esparver Accipiter nisus i OLSEN & OLSEN (1989) en el cas de Falco peregrinus detecten una disminució de l'èxit reproductor a mesura que avança l'estació reproductora. En l'esparver, la data de posta és el factor que millor explica la variabilitat en l'èxit reproductor. El mateix passa en altres aus com Parus major (PERRINS, 1970) o Passer domesticus (DAWSON, 1972). En alguns casos aquest fenomen s'ha atribuït a la disminució estacional dels recursos, però en el cas de l'esparver NEWTON & MARQUIS (1984) ho atribueixen a les diferències entre parelles pel que fa a la capacitat d'adquirir la condició necessària per a poder pondre i dur la reproducció a bon fi.

Sembla, doncs, que l'estrategia de l'astor consisteix a pondre tan aviat com les condicions de la femella li ho permeten (PERRINS, 1970). Les variacions interanuals no representen veritables ajustaments adaptatius, sinó respostes fisiològiques individuals a l'abundància d'aliment i la suavitat climatològica

que, sobreposades al patró de posta individual genotípicament establert, determina la distribució de les dates de posta cada any. Les dades obtingudes al llarg del present estudi no permeten extreure conclusions sobre la importància relativa de l'aliment i el clima en la determinació final, però totes les evidències semblen indicar que les variables meteorològiques actuarien més com a senyal o com a factor determinant de l'abundància i disponibilitat d'aliment, el qual seria el factor directament desencadenant de la posta. Evidència en el mateix sentit s'han obtingut en el cas del xoriguer Falco tinnunculus (MEIJER et al., 1990), l'esparver Accipiter nisus (NEWTON & MARQUIS, 1984) i el mussol pirinenc Aegolius funereus (HÖRNFELDT et al., 1990), així com en la major part d'experiències de alimentació suplementària ja esmentades i en altres estudis fisiològics (JONES & WARD, 1976).

## 7. Mida de posta.

### 7.1. Introducció.

S'han proposat diverses teories per explicar l'evolució de la mida de posta en les aus nidícoles (LACK, 1954; CODY, 1966; KLOMP, 1970; MURRAY & NOLAN, 1989; MURPHY & HAUKIOJA, 1986) i les variacions que s'observen entre les diferents espècies i dins d'una mateixa espècie (PERRINS & BIRKHEAD, 1983). Diversos estudis han demostrat que la mida de posta és en part determinada genèticament (MacINNESS & DUNN, 1988) i, per tant, es troba sotmesa a la selecció natural. Si bé alguns autors han proposat que la mida de posta és limitada fisiològicament, nombrosos experiments demostren que les aus poden pondre molts més ous dels que ponen normalment, si aquests són retirats a mesura que són postos. Aquest fenomen també ha estat observat en diversos rapinyaires de mida petita o mitjana (NEWTON, 1979). Per tant, el nombre d'ous de les postes no sembla estar limitat fisiològicament, al menys en els límits normals de les mides de posta. Una segona hipòtesi postula que les aus ponen tants ous com són capaces de cobrir i protegir eficaçment. Si bé aquest mecanisme pot explicar el límit superior màxim de les postes d'una determinada espècie, no pot ser l'únic factor determinant de la mida de la posta ja que, en tal cas, les aus sempre pondrien aquest nombre màxim d'ous. WYNNE-EDWARDS (1955) proposà que la mida de posta s'ajusta de manera que es contraresti la mortalitat adulta i la població es pugui mantenir estable. Aquesta hipòtesi no ha rebut gaire acceptació, ja que presuposa que els individus són capaços d'actuar altruísticament en favor del grup, ponent menys ous dels que serien capaços per tal d'evitar un creixement excessiu de la població.

La hipòtesi més acceptada per a explicar l'evolució de les mides de posta en les aus és la proposada per LACK (1954). En poques paraules es pot resumir dient que les aus ponen el nombre d'ous que maximitza el nombre d'individus que s'incorporen a la població reproductora. Segons Lack, aquest nombre estaria principalment condicionat per la quantitat d'aliment que els

adults són capaços de dur al niu per a alimentar els polls. D'aquí es desprèn que existeix una mida de posta òptima, si bé aquest òptim pot variar en funció de la localitat i l'any. Segons aquesta hipòtesi les aus són capaces d'ajustar la mida de posta a les condicions que imperaran quan tinguin polls al niu, per mitjà de determinats estímuls ambientals. Les variacions interindividuals, interanuals i estacionals en la mida de la posta s'haurien d'atribuir a canvis relacionats amb aquest ajustament, de tal manera que, en cada moment, les postes més freqüents siguin també les més productives. Les postes per sota de l'òptim produeixen menys joves, però les que estan per sobre experimenten una mortalitat més elevada o produeixen polls subalimentats amb major probabilitat de morir abans de reproduir-se, degut a la dificultat creixent d'alimentar els joves. Diversos estudis experimentals d'increment artificial de la mida de niuada o disminució de les capacitats dels progenitors recolzen la hipòtesi de LACK (SCHIFFERLI, 1978; SLAGSVOLD & LIFJELD, 1988) però alguns altres no li donen suport (HARRIS & PLUMB, 1965; BRISKIE & SEALY, 1989). La hipòtesi de LACK implica que la mida de posta més freqüent ha de ser també la més productiva, fet que no es compleix en moltes de les espècies que s'han estudiat, en les quals s'observa que la mida de posta modal és sovint més petita que la posta més productiva. Aquesta discrepància s'ha intentat explicar per diversos mecanismes que han conduït a modificar la hipòtesi de LACK. WILLIAMS (1966), CHARNOV & KREBS (1974), TUOMI (1990) la atribueixen als costos de la reproducció mentre que PERRINS (1977) ho fa als riscos de predació. JONES & WARD (1976), postulen que la mida de posta no ve determinada per un òptim, sinó pel nombre màxim d'ous que cada femella és capaç de pondre en unes determinades condicions. En el mateix sentit s'han pronunciat altres autors (MURPHY, 1978) que consideren que la variació intrapoblacional en la mida de posta no constitueix una adaptació sinó una resposta fenotípica a la variació de recursos disponibles durant la posta.

Altres possibles factors relacionats amb la determinació de la mida de posta, a part dels ja esmentats, serien els costos



d'incubació (COLEMAN & WHITTALL, 1988; MORENO & CARLSON, 1989), l'assincronia de naixement, que afecta la viabilitat dels ous primers o darrers (RICHARDSON et al., 1985; ARNOLD et al., 1987), o la muda (FOSTER, 1974).

En aquest apartat intentarem esbrinar fins a quin punt la mida de posta en l'astor s'ajusta a la hipòtesi de Lack i fins a quin punt l'astor és capaç d'ajustar la mida de la seva posta. Per a fer-ho, analitzarem les variacions interanuals en la mida de posta i les relacions existents entre la mida de posta, la fenologia de posta i l'èxit reproductor.

## 7.2. Resultats.

### 7.2.1. Mida de posta. Variacions interanuals i postes de reposició.

La mida de posta mitja de la població estudiada és de  $3.29 \pm 0.84$  ous (Mínim=1, Màxim = 5) (N= 102 postes) en les primeres postes i  $3.5 \pm 0.71$  (N=2) en les postes de reposició (veure el capítol 6 per a més informació referent a les postes de reposició). La distribució de les mides de posta es mostra a la FIGURA 1. A les FIGURES 2 - 6 es mostra la distribució de les mides de posta en els diferents anys d'estudi.

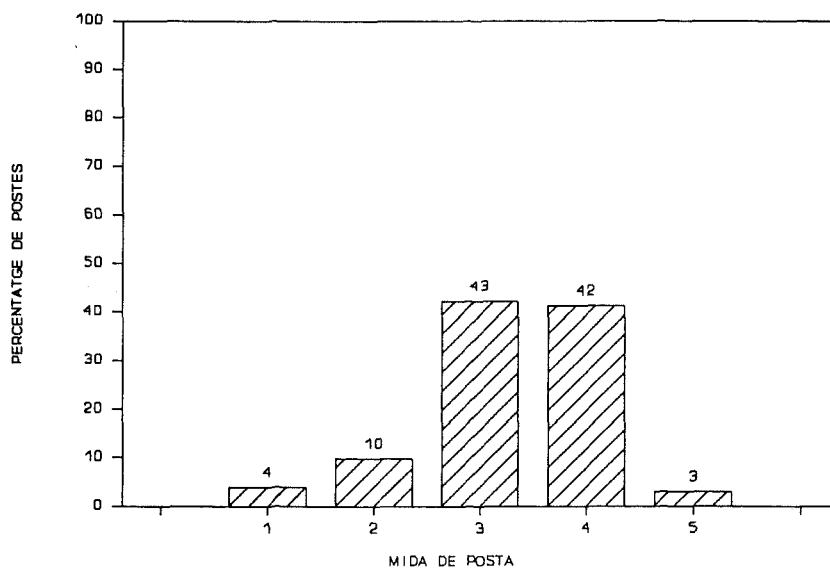


FIGURA 1. Distribució de les mides de posta (primeres postes únicament). Sobre les barres s'indica la mida de la mostra.



TAULA 1. Variació interanual de la mida de posta. Les diferències són estadísticament significatives (Kruskall-Wallis;  $p=0.0427$ ). (Unicament primeres postes).

ANY	MITJA	DESV. TIP.	N	RANG
1978-85	3.44	0.86	18	2 - 5
1986	3.30	0.82	10	2 - 4
1987	3.29	0.73	14	2 - 4
1988	3.68	0.69	23	2 - 5
1989	2.90	0.85	20	1 - 4
1990	3.06	0.90	17	1 - 4
GLOBAL	3.29	0.84	102	1 - 5

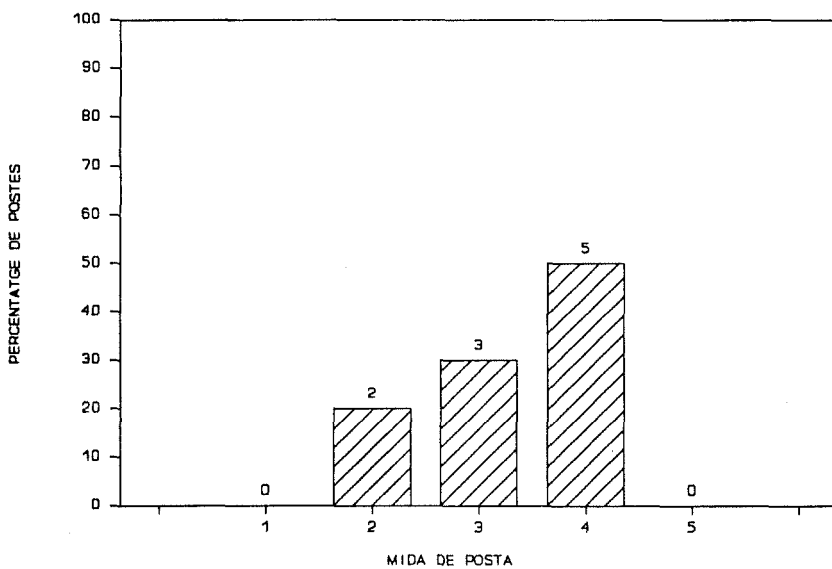


FIGURA 2. Distribució de les mides de posta l'any 1986.

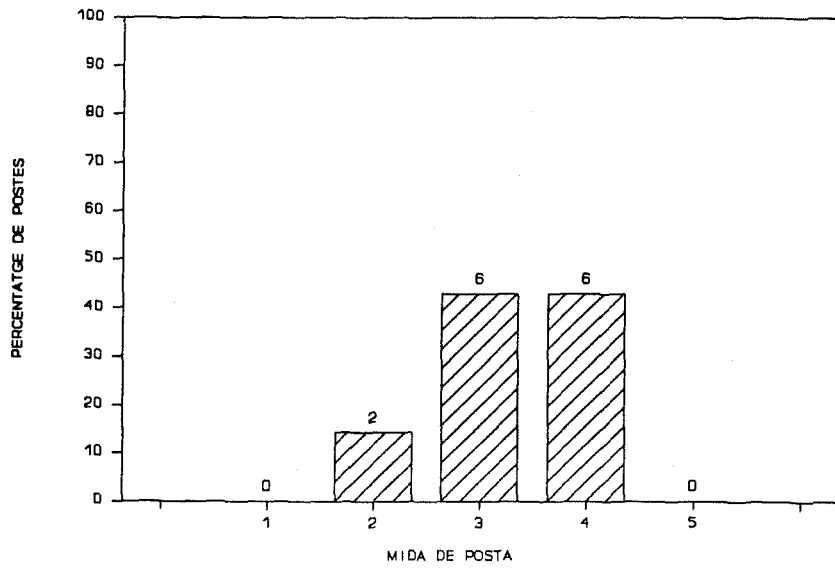


FIGURA 3. Distribució de les mides de posta l'any 1987.

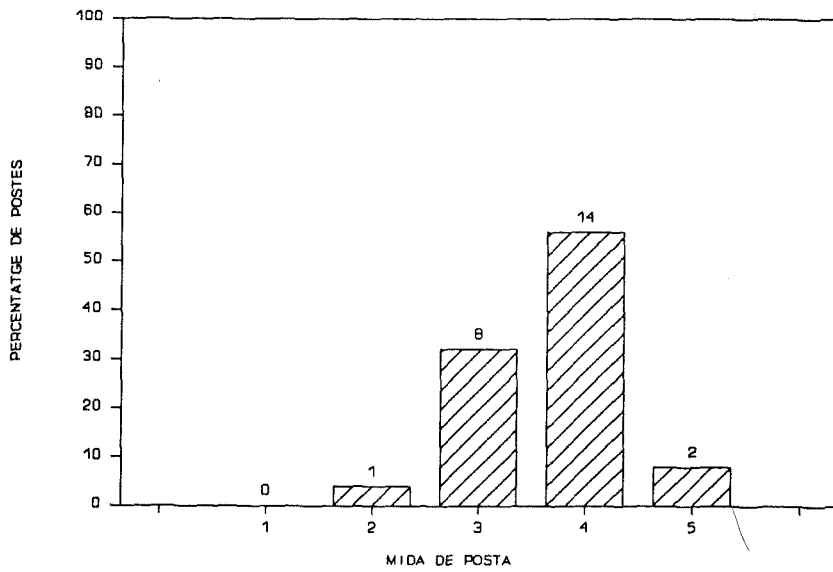


FIGURA 4. Distribució de les mides de posta l'any 1988.

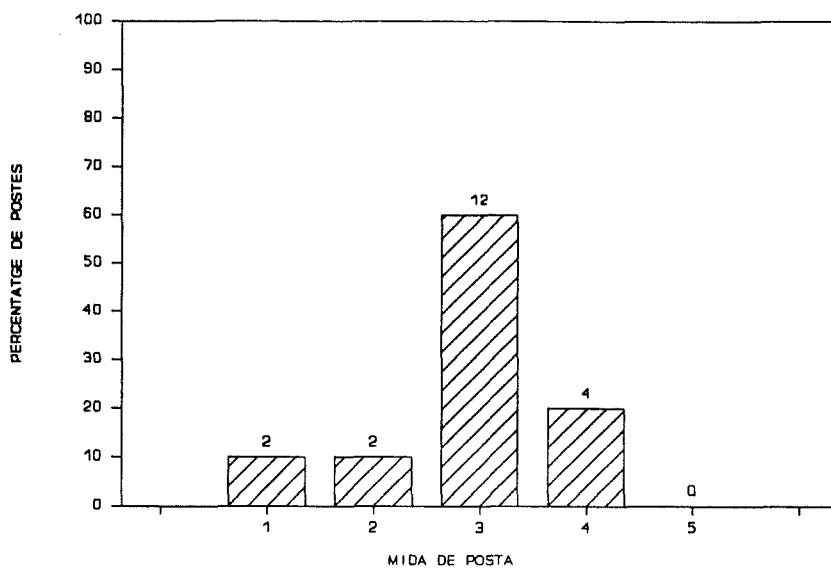


FIGURA 5. Distribució de les mides de posta l'any 1989.

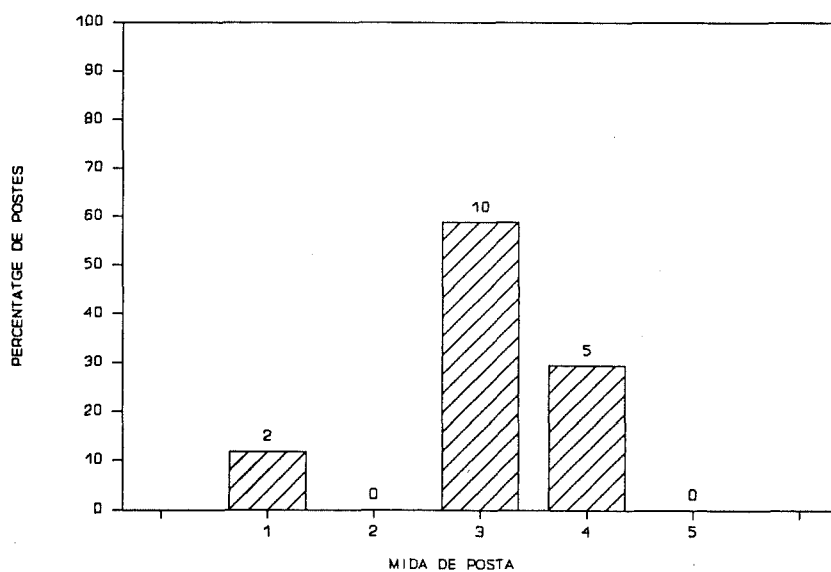


FIGURA 6. Distribució de les mides de posta l'any 1990.

### 7.2.2. Variabilitat interindividual en la mida de posta.

Si considerem que les parelles d'astor es mantenen més o menys fidels a la mateixa àrea de nidificació any rera any, la realització d'un anàlisi de la variança de la mida de posta respecte al factor "lloc de nidificació" tal com hem fet anteriorment amb la data de posta ens pot informar en part sobre la constància en el nombre de posta de cada femella. El resultat d'aquest anàlisi no resulta significatiu, (ANOVA, g.l.l.=105;  $p=0.239$ ) i el percentatge de variabilitat absorbit per aquest factor és insignificant de tal forma que podem concloure que la mida de posta en l'astor es troba subjecta a una forta variabilitat no lligada al factor que estem analitzant. Aquest resultat ens indica que la component genètica en la mida de posta no pot ser gaire important, si bé no podem extreure conclusions definitives, ja que no hem identificat individualment cada femella.

### 7.2.3. Influència de l'hàbitat, la composició de la dieta i l'edat dels progenitors sobre la mida de posta.

Les parelles d'ambient forestal tenen mides de posta lleugerament inferiors que les parelles d'ambient obert, ( $3.16 \pm 0.69$  N=43 i  $3.39 \pm 0.92$  N= 61 respectivament) si bé les diferències no són estadísticament significatives (Kruskall-Wallis;  $p= 0.0554$ ).

Pel que fa a la composició de la dieta, solament un grup de preses sembla afectar de forma significativa la mida de posta. Es tracta dels lagomorfs, el percentatge de consum dels quals es correlaciona positivament amb la mida de posta, si bé la variança explicada és força baixa ( $r_s=0.4117$ ;  $p=0.024$ ; N=30).

No difereixen de forma estadísticament significativa les postes de les parelles adultes ( $3.33 \pm 0.76$ , N=24) de les de les parelles amb algun component juvenil ( $3.4 \pm 1.52$ , N= 5) (Kruskall-Wallis;  $p=0.5784$ ).

#### 7.2.4. Influència de les variables climatològiques sobre la mida de posta.

Les variables climatològiques, com en el cas de la data de posta, tenen poca incidència sobre la mida de posta. De fet, s'observa una correlació negativa entre les temperatures mitjanes dels mesos de febrer i març i la mida de posta ( $r_s = -0.2479$ ;  $p = 0.017$ ;  $N = 93$  i  $r_s = -0.2264$ ;  $p = 0.029$ ;  $N = 93$ ). Aquesta relació cal considerar-la com un artefacte causat pel fet que els anys 89 i 90 han estat els més càlids i, a l'hora, per culpa de la pneumònia vírica del conill, els més pobres des del punt de vista tròfic.

#### 7.2.5. La mida de posta i de niuada i l'èxit reproductor.

La productivitat s'incrementa progressivament a mesura que s'incrementa la mida de posta fins als 4 ous i disminueix lleugerament en les postes de 5 ous. La taxa d'envol, en canvi, és sempre més alta com més gran és la mida de posta. El percentatge de postes amb èxit segueix un patró similar al de la productivitat, és a dir, creix fins a les postes de 4 ous, però experimenta un fort descens en les postes de 5 ous. Les causes que originen el fracàs reproductor total o parcial de les postes també varien en funció de la mida de posta. La incidència de la reducció natural en la mida de posta s'incrementa progressivament a mesura que augmenta la mida de posta (FIGURA 10).

La productivitat de les niuades s'incrementa a mesura que creix la mida inicial de la niuada, excepte en les niuades de 5 polls que mostren una productivitat lleugerament inferior que les niuades de 4 polls. La taxa d'envol, en canvi, és sempre més alta en les niuades inicialment més grans. El percentatge de niuades amb èxit és màxim en les niuades de 3 i 4 polls. La reducció natural de la niuada té una incidència creixent a mesura que s'incrementa el nombre inicial de polls al niu. Mentre solament

el 14.3 % de les niuades de 2 polls experimenten reducció natural de la niuada, aquest percentatge creix progressivament en les niuades més grans fins a assolir el 50% en les niuades de 5 polls (FIGURA 14).

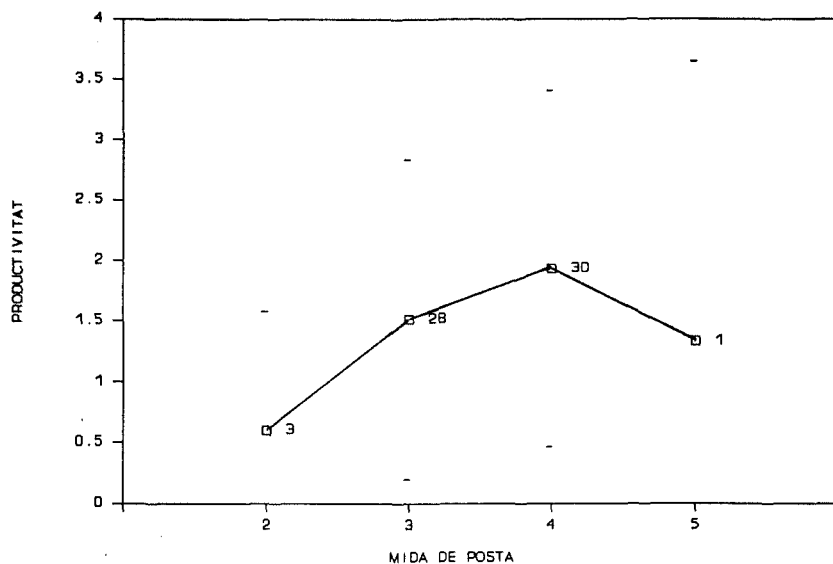


FIGURA 7. Productivitat en funció de la mida de posta. S'indica la mida de les mostres i les desviacions típiques. Les diferències són estadísticament significatives. (Kruskall-Wallis;  $p=0.0118$ ).

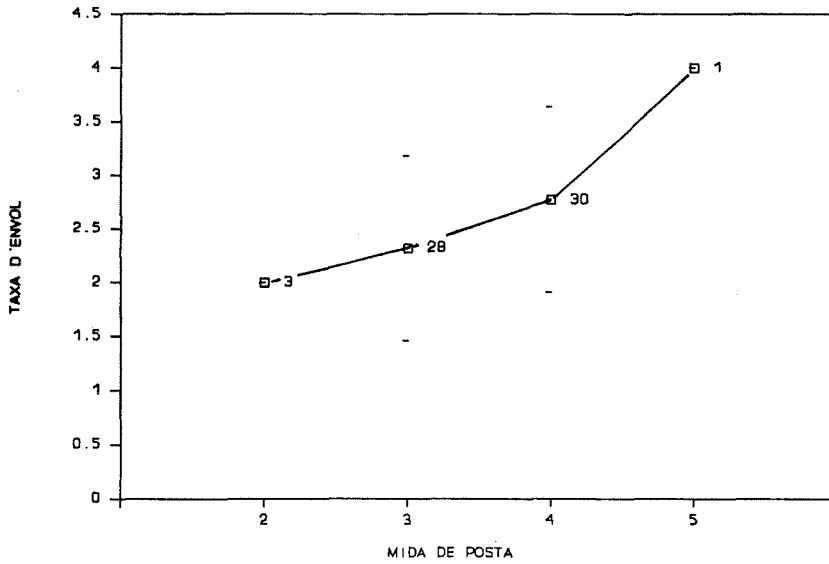


FIGURA 8. Taxa d'envol en funció de la mida de posta. S'indiquen les mides de les mostres i les desviacions típiques. Diferències estadísticament significatives (Kruskall-Wallis;  $p=0.0403$ ).

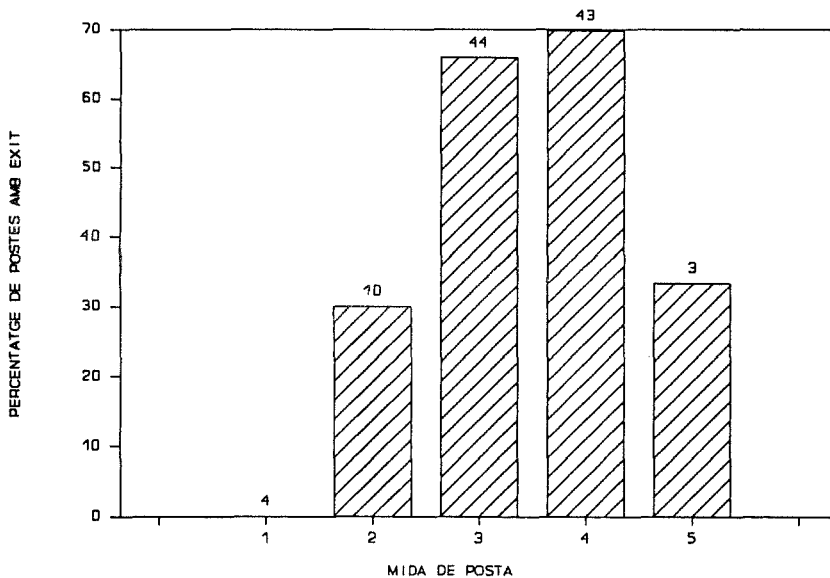


FIGURA 9. Percentatge de postes amb èxit en funció de la mida de posta. Les diferències són estadísticament significatives. (Chi quadrat;  $p=0.0111$ )

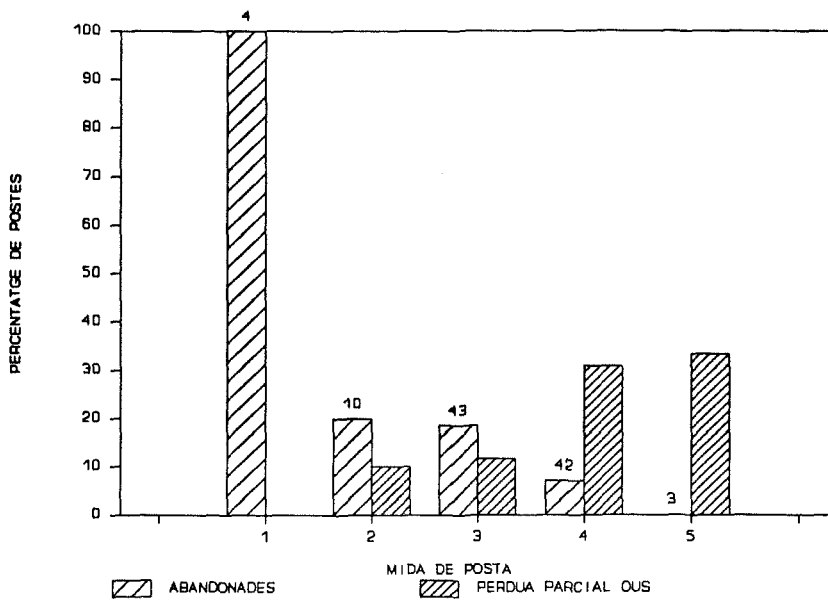


FIGURA 10. Diferències en els percentatges de postes abandonades o que experimenten reducció parcial del nº d'ous en funció de la mida de posta.

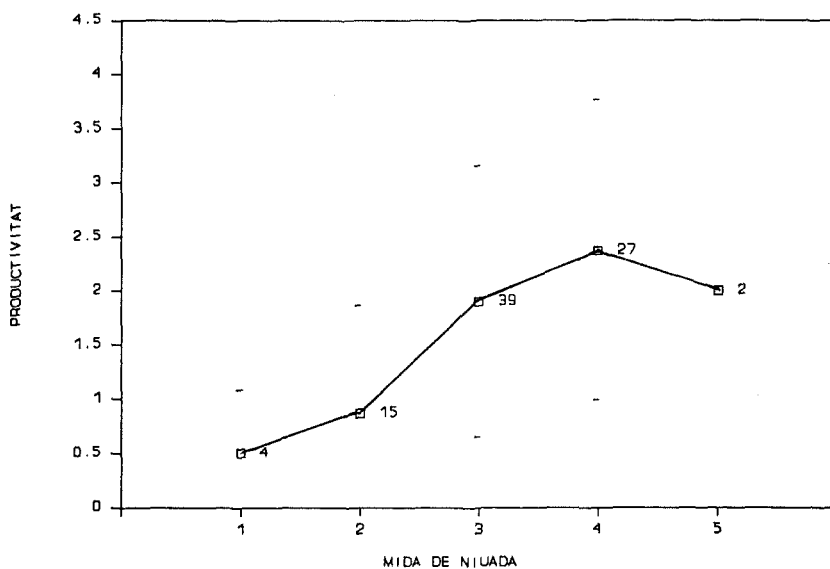


FIGURA 11. Productivitat en funció de la mida de niuada. S'indiquen les mides de mostra i les desviacions típiques. Les diferències són estadísticament significatives. (Kruskall-Wallis;  $p = 0.0022$ ).



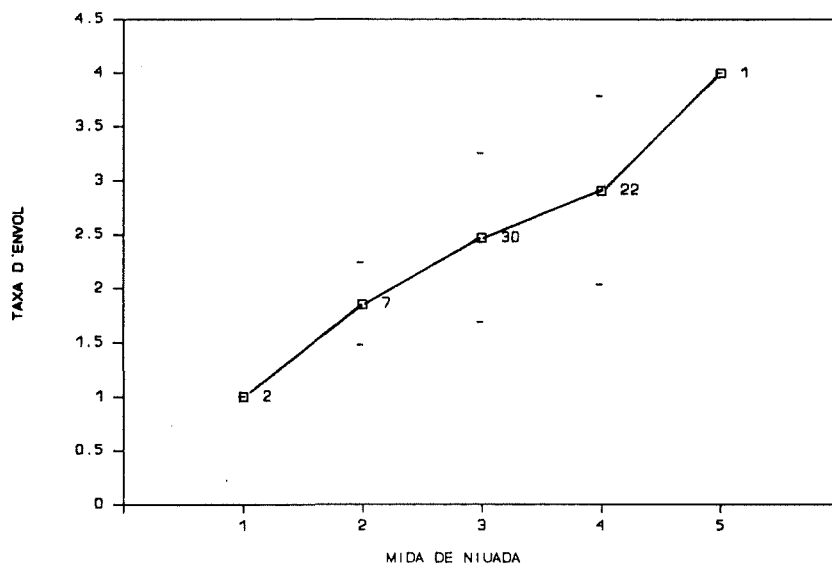


FIGURA 12. Taxa d'envol en funció de la mida de niuada. S'indica la mida de les mostres i la desviació típica. Les diferències són estadísticament significatives. (Kruskall-Wallis;  $p=0.0013$ ).

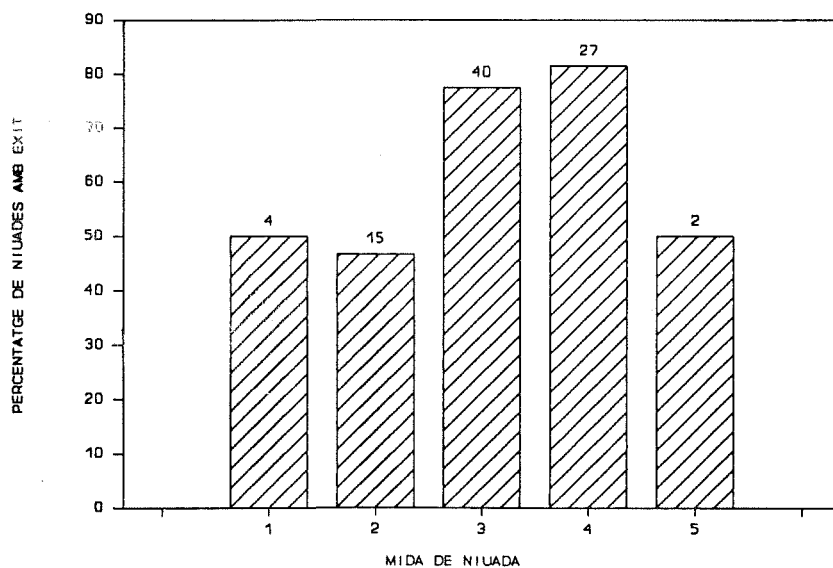


FIGURA 13. Percentatge de niuades amb èxit en funció de la mida de niuada. Les diferències no són estadísticament significatives. (Chi quadrat;  $p=0.094$ ).

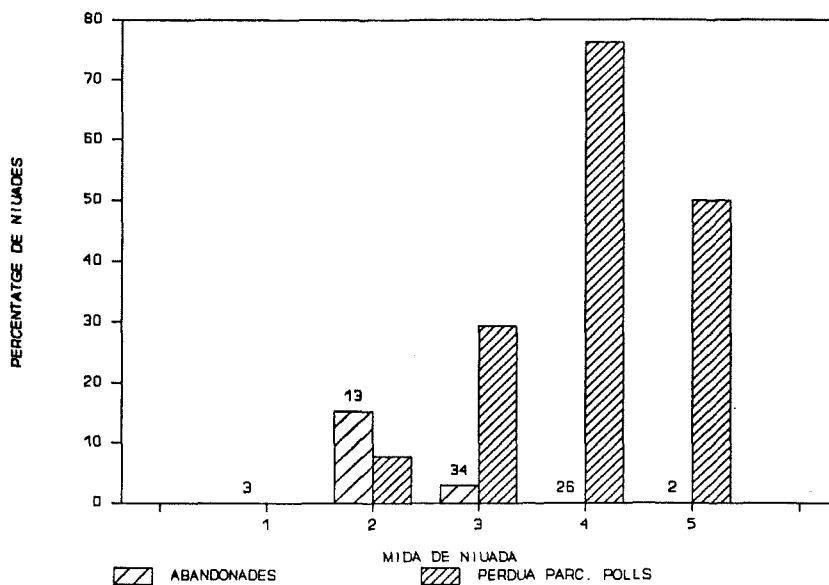


FIGURA 14. Diferències en els percentatges de niuades abandonades o que experimenten reducció natural en funció de la mida de niuada.

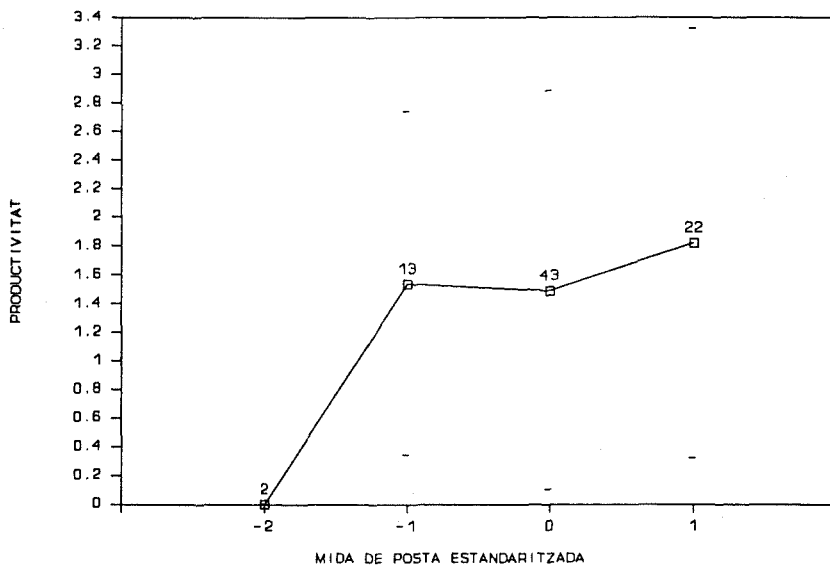


FIGURA 15. Productivitat en funció de la mida de posta estandaritzada. Les diferències no són estadísticament significatives. Test Kruskal-Wallis;  $p=0.0661$ .

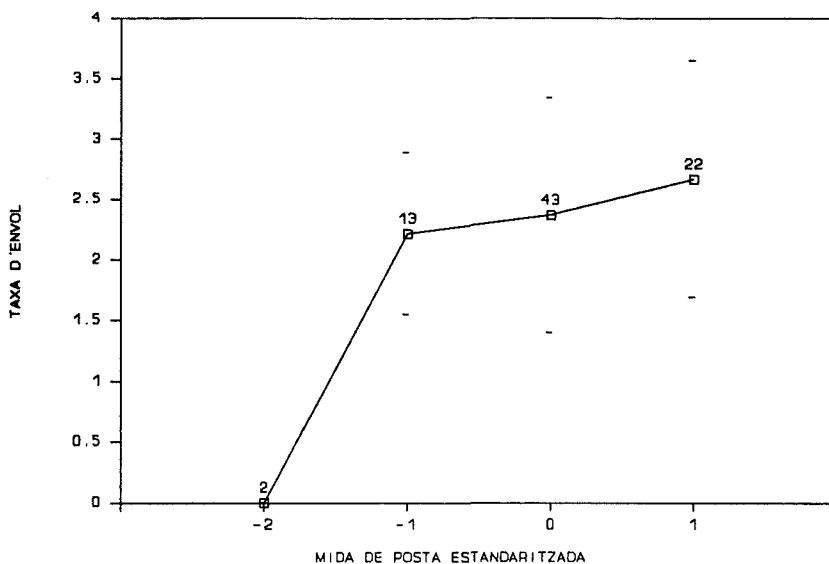


FIGURA 16. Taxa d'envol en funció de la mida de posta estandaritzada. Les diferències no són estadísticament significatives. Test de Kruskal-Wallis;  $p=0.4485$ .

#### 7.2.6. Relació entre la data de posta i la mida de posta.

La mida de posta mostra una forta relació amb la data de posta (FIGURA 17), ( $r=-0.4391$ ;  $p=0.000$ ;  $N=74$ ) de manera que les parelles que ponen més d'hora són les que ponen més ous. Aquesta relació es fa més dèbil si es consideren les diferències existents entre les dates de posta dels diferents anys d'estudi i s'eliminen per medi de l'estandarització de les dates de posta (consistent en restar a cada data de posta el valor mig corresponent a l'any a que pertany) ( $r=-0.2838$ ;  $p=0.015$ ;  $N=73$ ) (FIGURA 18). Quan s'analitzen les dades de cada any (86, 87, 88, 89 i 90) separatament es manté la mateixa tendència però no és significativa en cap dels períodes considerats. Bàsicament les diferències observades són atribuïbles a una disminució de la mida de posta cap al final de l'estació. Per tal de veure si la

disminució estacional de la mida de posta es corresponia amb una disminució paral·lela de l'èxit reproductor, hem calculat la productivitat de les diferents mides de posta en funció de la data de posta. En cap cas s'obté cap patró que indiqui alguna relació entre els dos paràmetres. Ni en les postes de 3 ni en les de 4 ous s'obtenen diferències estadísticament significatives segons la data de posta (TAULA 2).

TAULA 2. Relació entre l'èxit reproductor i la data de posta segons la mida de niuada. No són significatives les diferències ni entre dates ni entre mides de posta.

	0-7	8-14	15-21	22-28	més de 28
3 ous	0.50 $\pm$ 0.71 (N=2)	2.25 $\pm$ 1.50 (N=4)	1.44 $\pm$ 1.25 (N=18)	2.60 $\pm$ 0.55 (N=5)	1.00 $\pm$ 1.41 (N=2)
4 ous	1.67 $\pm$ 1.86 (N=6)	1.75 $\pm$ 1.29 (N=12)	1.82 $\pm$ 1.47 (N=11)	3.50 $\pm$ 0.71 (N=2)	- (N=0)

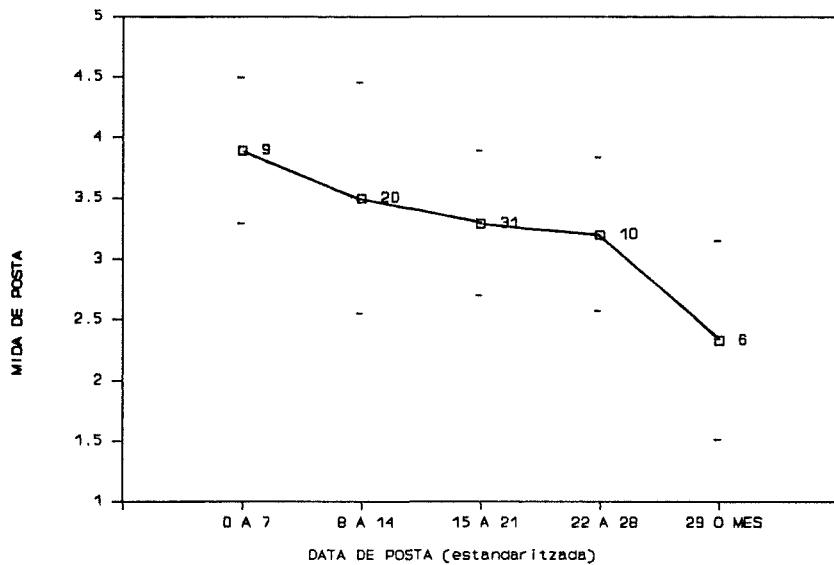


FIGURA 17. Relació entre la data de posta i la mida de posta. S'indica la mida de les mostres i les desviacions típiques. Les diferències són estadísticament significatives (Kruskall-Wallis;  $p=0.0029$ ).

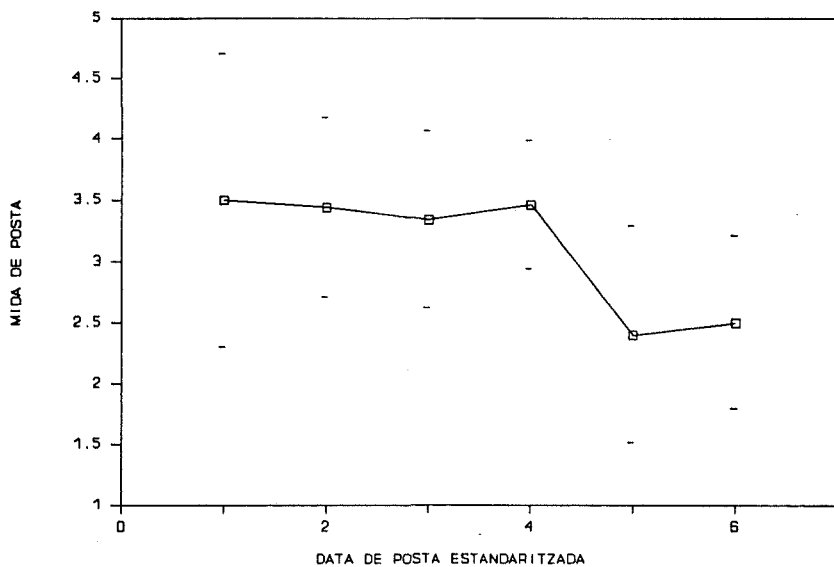


FIGURA 18. Evolució de la mida de posta segons la data de posta estandaritzada. Les diferències entre grups no són estadísticament significatives. (Kruskall-Wallis;  $p=0.0903$ ). (DATA DE POSTA ESTANDARITZADA: 1: fins a 9 dies abans de la data de posta mitja; 2: de 9 a 3 dies abans de la data de posta mitja; 3: de 3 dies abans a 3 dies després de la data de posta mitja; 4: de 3 a 9 dies després de la data de posta mitja; 5: de 9 a 15 dies després de la data de posta mitja; 6: més de 15 dies després de la data de posta mitja).

### 7.3. Discussió.

La mida de posta dels astors de la població segarrenca (3.29 ous per posta) es situa dins del límit normal per a l'espècie. HUHTALA & SULKAVA (1981) donen una mida de posta mitjana de 3.53 (N=393) a Finlàndia, valor molt similar al donat per CRAMP & SIMMONS (1980) a Fenoscàndia (3.51, N=125). A Dinamarca, MOLLER (1977) cita un valor de 3.06 (N=16). A Gran Bretanya, MARQUIS & NEWTON (1982) donen un valor mig de 3.8 (N=49) i al llimusí francès NORE (1979) dóna un valor de 3.0 (N=33). Les dades de KALABER (1984) permeten estimar una mida de posta de 3.83 (N=6) a Romania pel període 1969-77. No s'aprecia cap patró latitudinal en la mida de posta, fet ja esmentat de forma general en els falconiformes per CODY (1966) i que, segons el model general de mida de posta proposat per aquest autor, es podria atribuir al fet que es tracta d'espècies lliures de predadors. En base a aquestes dades, no podem concloure que existeixi un increment latitudinal en la mida de posta, tal com si que s'ha observat en altres rapinyaires (NEWTON, 1979), si bé HUHTALA & HUHTALA (1976) detecten tal increment en la mida de posta dels astors a una escala espacial més petita, a Finlàndia, on les variacions climàtiques latitudinals són molt acusades.

Els nostres resultats coincideixen amb els de PIETIÄINEN (1989) en afirmar que la variança en la mida de posta associada al factor parella és molt petita i no significativa, contràriament al que hem observat en la data de posta, que presenta una forta constància en el sí d'un mateix territori. Aquest fet ens indueix a pensar que, si bé la data de posta de cada femella presenta un fort component hereditari que es manifesta fins i tot sota fortes variacions en la disponibilitat d'aliment, el component genètic de la mida de posta queda fortament enmascarat per la disponibilitat d'aliment, ja que depèn molt més de la condició física de la femella.

Les condicions meteorològiques imperants abans de la posta no semblen tenir cap efecte sobre la mida de la posta, contràriament

al que troben HUHTALA & SULKAVA, (1981). Com en el cas de la data de posta, la meteorologia té un paper secundari en la determinació de la mida de la posta en relació a la disponibilitat tròfica que, al llarg del nostre estudi sembla haver tingut un paper preponderant en la determinació d'aquest dos paràmetres. Les variacions interanuals en la mida de posta (TAULA 1 i FIGURES 2 - 6) així ho confirmen, ja que les postes més nombroses es produïren l'any més bó a nivell tròfic (1988) i les menys nombroses es donen després de la incidència de la pneumònia vírica hemorràgica del conill, especialment l'any 1989 en que coincidiren l'aparició d'aquesta malaltia i una mala temporada de cria per a la major part d'ocells que integren la dieta de l'astor a causa de la sequera. Caldria obtenir dades relatives a més anys per tal de poder treure conclusions clares sobre l'efecte de la climatologia sobre la data i la mida de la posta, ja que en el present estudi les variacions en la disponibilitat d'aliment enmascaren qualsevol possible efecte directe o indirecte de les variables meteorològiques sobre la mida de la posta.

Els nostres resultats ofereixen diverses evidències a favor de la disponibilitat d'aliment com a principal factor determinant de la variació fenotípica en la mida de posta. En primer lloc les variacions interanuals són paral·leles a la disponibilitat d'aliment. La mida de posta mínima es produí l'any 1989, coincidint amb la forta davallada en la disponibilitat de conills que, com hem vist, constitueixen un dels recursos més utilitzats per la població d'astors segarrenca els mesos de març i abril (veure capítol 1) prèviament a la posta. Com ja hem destacat al capítol 6, aquesta disminució coincideix amb un retràs patent de la data de posta en relació al que hom esperava en base a la suavitat del clima hivernal que es donà l'any 1989. En segon lloc, si bé la tendència no és significativa, les parcel·les d'ambients forestals tenen postes lleugerament més baixes que les parcel·les d'ambients oberts agrícoles, més rics en preses. En tercer lloc, la proporció de conill a la dieta es correlaciona dèbilment però significativa amb la mida de posta, indicant que

l'abundància d'un recurs òptim pot incidir sobre la mida de la posta.

La importància de la disponibilitat d'aliment en la determinació de la mida de posta ha estat posada de manifest en altres espècies de rapinyaires. Així per exemple NEWTON (1976) atribueix a la diferent disponibilitat de preses les diferències que observa en la mida de posta de les parelles d'esparver Accipiter nisus de dos ambients diferents. HÖRNFELDT et al. (1990) troben una estreta relació entre la mida de posta de Aegolius funereus i la disponibilitat d'aliment a la primavera. En el mateix astor, SULKAVA (1964) troba una estreta relació entre la mida de posta i l'abundància d'aliment al medi. NEWTON (1979, taula 31) comenta múltiples treballs de camp en que es posa de manifest la relació existent entre la disponibilitat d'aliment i la mida de posta en multitud d'espècies de rapinyaires. D'altra banda, diversos estudis experimentals d'alimentació artificial en rapinyaires (NEWTON & MARQUIS, 1981; DIJKSTRA et al., 1982) i altres aus (veure recopilació a BOUTIN, 1990) ofereixen resultats contradictoris en relació a l'efecte de la disponibilitat d'aliment sobre la mida de posta. Alguns treballs indiquen una relació directa entre la disponibilitat d'aliment i la mida de posta (ARCESE & SMITH, 1988; NEWTON & MARQUIS, 1981) mentre que altres semblen indicar que l'efecte de la disponibilitat tròfica sobre la mida de posta es produiria com a conseqüència de l'efecte directe de l'abundància d'aliment sobre la data de posta la qual determinaria el nombre d'ous (DIJKSTRA et al., 1982). En qualsevol cas, l'aliment suplementari provoca en tots els rapinyaires en que s'ha assajat un increment en la mida de la posta, si bé no existeix acord sobre els mecanismes que intervenen en la producció de tal increment.

Fins aquí hem parlat de les causes que provoquen la variabilitat que observem en la mida de posta al sí de la població estudiada, però no ens hem plantejat res sobre si aquestes variacions tenen algun significat adaptatiu, és a dir, si responen a un ajust destinat a estalviar el màxim d'energia possible (KLOMP, 1970;



HÖGSTEDT, 1980). La mida de posta màxima en l'astor sembla ser de 5 ous (no es coneixen cites bibliogràfiques que indiquin l'existència de postes més grans), valor que hauria estat fixat per la selecció natural (JONES & WARD, 1976) en base al nombre màxim de polls que una parella és capaç de tirar endavant. La mida de posta modal es troba per sota d'aquest valor i es situa entre 3 i 4 ous. Les postes de 4 ous són més productives que les de 3 ous i, en canvi, no són més freqüents. Les nostres dades semblen indicar que la mida de posta no es correspon amb cap òptim, ja que les postes més nombroses semblen ser sempre les més productives. L'èxit reproductor té tendència a incrementar-se a mesura que s'incrementa la mida de posta, si bé, per les postes de 5 ous tenim poques dades, però tot sembla indicar que, quan es produeixen, aquestes postes tenen una productivitat més elevada que les postes de 4 ous (de les tres postes de 5 ous produïdes una tragué 4 polls i l'altre cap, però fou degut a l'espoli i la tercera fracassà del tot). Si s'eliminen les diferències interanuals estandaritzant la mida de posta (FIGURES 17 i 18), tampoc es detecta l'existència d'una mida de posta òptima, sinó que les postes més grans tendeixen a ser les més productives i, en canvi, la moda es troba per sota del valor màxim. Per tant, sembla que la mida de posta en l'astor no es troba fixada per un òptim variable segons cada any i destinat a ajustar la mida de la niuada a les possibilitats de supervivència dels polls en funció de la disponibilitat d'aliment o l'aptitud dels progenitors, com indica la hipòtesi de LACK (1954), sinó que es trobaria limitada per la disponibilitat d'aliment al moment de realitzar la posta, tal com s'ha observat en altres espècies (JONES & WARD, 1976; MURPHY, 1978). En el mateix sentit semblen anar els nostres resultats que indiquen mides i dates de posta similars en els adults i joves d'astor, a desgrat que les parelles joves tenen un èxit reproductor inferior al de les parelles adultes (veure capítol 10) i contràriament al que s'ha observat en altres espècies de rapinyaires (NEWTON, MARQUIS & MOSS, 1981; MEARNES & NEWTON, 1988) en que les parelles adultes tenen èxits reproductors i mides de posta superiors a les parelles amb algun component juvenil. D'altra banda, l'elevada

incidència de la reducció de niuada, tant en anys bons com dolents, que afecta especialment polls de pocs dies d'edat en les postes de 4 i 5 ous, mostra que la posta no s'ajusta a les possibilitats de supervivència dels polls (veure capítol 8). KORPIMÄKI (1987) en un estudi manipulatiu amb Aegolius funereus conclou que les variacions en la mida de posta en aquesta espècie són determinades bàsicament per la quantitat d'aliment disponible per la femella al moment de realitzar la posta i no pel nombre de polls que serà capaç de tirar endavant.

Algunes de les hipòtesis alternatives per a explicar el fet que la mida de posta modal sigui inferior a la posta més productiva consideren que les femelles, actuant d'aquesta forma, maximitzen la seva eficàcia biològica total al llarg de la seva vida (WILLIAMS, 1966; CHARNOV & KREBS, 1974; TUOMI, 1990). Si això fos així en el cas que ens ocupa, ¿perquè algunes femelles ponen més ous dels que realment són capaces de tirar endavant, és a dir, perquè les postes de 4 ous són tan freqüents com les de tres quan la seva productivitat és únicament lleugerament superior?. Tenint en compte la mortalitat més elevada del quart ou i del quart poll (veure FIGURES 10 i 14 i també el capítol 8, no representen aquestes postes una despesa inútil d'esforç reproductiu que d'altra manera podria ser dedicat a reproduccions futures? Potser la solució d'aquest enigma radica en que en realitat la inversió realitzada en ous addicionals no posa en joc cap mena d'esforç reproductiu addicional, ja que les femelles actuarien ponent tants ous com són capaces en base a la disponibilitat de nutrients i al propi estat fisiològic, sense comprometre ni arriscar gens la seva pròpia supervivència o valor reproductiu. D'altra banda, diversos autors han posat de manifest que la producció dels ous en espècies de mida mitjana o gran, com és el cas de l'astor, representa una despesa energètica despreciable que no suposa cap risc per als progenitors. Les femelles d'astor que ponen 4 i 5 ous semblen actuar d'una forma molt poc conservadora (DRENT & DAAN, 1980) si es considera que la posta d'ous addicionals comporta un cost reproductiu addicional. Però, suposant que l'energia invertida en aquests ous no representa un cost

reproductiu adicional (en el sentit de BELL & KOUFOPANOU, 1986) llavors la posta d'aquest ous pot permetre un increment de la producció anual si les condicions són adequades sense hipotecar en absolut el valor reproductiu futur. Caldria, doncs, realitzar més estudis per tal d'esbrinar el cost reproductiu i l'increment de despesa energètica que comporta la posta i incubació de postes progressivament més grans. D'altra banda, l'astor disposa de mecanismes posteriors a la posta que permeten ajustar la mida de niuada en cas que es produeixi una reducció en la quantitat d'aliment disponible, de forma que la posta d'ous suplementaris no compromet la supervivència de tota la niuada. Per tant, si la mida de posta modal dels astors és inferior a la més productiva no és a causa d'un procés adaptatiu sinó com a conseqüència de limitacions energètiques particulars de cada parella i a diferències en les condicions de les femelles al moment de pondre (PRICE & LIOU, 1989).

La relació inversa existent entre la mida de posta i la data de posta ha estat posada de manifest en diverses espècies de rapinyaires (CAVÉ, 1968; DIJKSTRA et al., 1982; NEWTON & MARQUISS, 1984; BEUKEBOOM et al., 1988 HÖRNFELDT et al., 1990; PIETIÄINEN, 1989; veure revisió de NEWTON, 1979), com també en el cas de l'astor (HUHTALA & SULKAVA, 1981) i en el present estudi. Tota manera, la relació que nosaltres hem trobat és força més dèbil que les que descriuen la major part dels treballs que acabem d'esmentar. Existeixen diverses hipòtesis per a explicar aquesta relació que apareix en multitud de grups d'ocells (KLOMP, 1970; LOMAN, 1977; però també RICHARDSON et al. 1985) si bé no s'ha trobat encara cap explicació general convincent. Segons la hipòtesi de LACK (1966), aquest fenòmen es produeix com a resultat d'un ajustament adaptatiu com a resposta a la disminució progressiva dels recursos tròfics disponibles. En el cas de l'astor, els primers polls neixen a començaments del mes de maig i resten al niu fins a mitjans de juny. Els polls més tardans presenten un retràs aproximat d'un mes respecte els primers, és a dir, neixen a començament de juny i resten al niu fins a mitjans de juliol. Aquest decalatge pot comportar diferències

importants en la disponibilitat de preses a nivell qualitatiu, però no a nivell quantitatiu, ja que la productivitat de diverses espècies d'ocells es troba al màxim durant el mes de juny, de tal manera que la disminució en la mida de posta al final de l'estació reproductora no tindria un clar significat adaptatiu en el sentit proposat per LACK. Aquest també sembla ser el cas de l'esparver Accipiter nisus en que la disminució estacional en la mida de posta i l'èxit reproductor no es poden explicar com a conseqüència de la disminució estacional en l'abundància de recursos (NEWTON & MARQUIS, 1984). La hipòtesi de la disponibilitat d'aliment no explica doncs la disminució estacional de la mida de posta en el cas de l'astor.

En relació a la hipòtesi de LACK (1966), DRENT & DAAN, 1980 i MEIJER et al. (1988) proposen que el descens estacional en la mida de posta respon a una disminució progressiva del valor reproductiu dels ous i polls a mesura que avança l'estació reproductora (lligada o no a la disponibilitat d'aliment). En diverses espècies d'ocells s'ha observat l'existència d'una relació inversa entre la data de posta i la supervivència fins a l'edat adulta dels joves nascuts (PERRINS, 1965 i 1966; CAVÉ, 1968; NEWTON, 1979; NEWTON, 1986; però veure, en canvi HARRIS & ROTHERY, 1984). En el cas que ens ocupa, l'èxit reproductor no experimenta canvis significatius al llarg de l'estació reproductora (veure el capítol 6) com tampoc les probabilitats de supervivència al niu dels ous i polls. Si bé no disposem de cap estima de la supervivència dels joves fins a l'edat adulta, podem pensar que aquesta no varia en funció de la data de naixement per la següent raó: En primer lloc, no existeix relació lineal entre la data i la mida assolida pels polls. Per tant, no hi ha motius per a sospitar una millor supervivència dels polls primerencs en relació als més tardans. En segon lloc, com hem vist en el capítol 6, tampoc existeixen diferències estadísticament significatives en la probabilitat dels ous d'arribar a donar lloc a joves volanders segons la data de posta. Podem inferir doncs que tots els ous tenen el mateix valor reproductiu independentment de la data de posta. Per tant, no

existeix cap raó per la qual poguem suposar que la disminució estacional de la mida de posta sigui un mecanisme adaptatiu encaminat a optimitzar la mida de posta en relació a les probabilitats dels ous d'arribar a l'edat adulta.

Una altra hipòtesi postula que la mida de la posta es determina com a resultat d'un compromís entre diferents demandes energètiques (posta, risc de predació, competència, muda...) (CODY, 1966). El resultat òptim d'aquest compromís variaria en funció de la data, independentment dels recursos disponibles, i originaria el patró de posta observat. En les femelles d'astor, les úniques demandes energètiques concurrents al moment de realitzar la posta són la producció dels ous i la muda de les plomes de vol, que s'inicia en iniciar-se la posta. L'inici de la muda en les femelles és independent de la data, i es produeix sincronitzadament amb la posta, iniciant-se entre 8 i 10 dies després d'aquesta (ELLEMBERG & DIETRICH, 1981). Per tant, el compromís energètic posta versus muda es manté constant al llarg de l'estació, de manera que no sembla pas que la disminució estacional de la mida de la posta sigui el resultat d'un balanç negatiu entre aquestes dues activitats fisiològiques. Però si tenim en compte que la posta en els astors es realitza a expenses de l'aliment proporcionat bàsicament pel mascle, i que aquest segurament inicia la muda independentment de la data de posta, llavors és possible que un retràs en la data de posta coincideixi amb un procés de muda més avançat en el mascle, amb les conseqüents repercussions de vol i energètiques que, en últim terme, provocarien una disminució en l'aliment aportat a la femella i en la mida de la posta.

Els nostres resultats semblen indicar que la disminució en la mida de posta associada al retràs en la data de posta no és (coincidint amb MURPHY, 1978) un fenomen pròpiament adaptatiu. En primer lloc perquè la davallada progressiva de la mida de posta al llarg de l'estació reproductora tan sols es fa patent si es consideren totes les dades conjuntament. Quan es separa per anys la relació desapareix (potser com a conseqüència d'una

excesiva reducció en la mida de les mostres), i es fa més dèbil quan s'estandaritzen les dates de posta en relació a la mitjana de cada any. En aquest darrer cas el patró es debilita i solament es manté pel final de la temporada, en que es produeix un fort descens en la mida de posta. Això fa pensar que la disminució en la mida de posta respon principalment a l'efecte calendari (fotoperíode) i al fet que les parelles que més triguen a pondre són les menys experimentades o que ostenten territoris més pobres, per la qual cosa també ponen menys ous (NEWTON & MARQUIS, 1984). Resulta curiós que, a desgrat de la disminució en la mida de posta que detectem al final de l'estació reproductora, l'èxit reproductor no segueixi un patró similar (capítol 6), fet que recolza la idea plantejada a l'inici d'aquest paràgraf.

## 8. Creixement, desenvolupament i mortalitat dels polls.

### 8.1. Introducció.

En les espècies amb mides de posta múltiples s'origina un conflicte d'interessos entre els individus integrants d'una mateixa niuada. Els adults inverteixen determinades quantitats de temps i energia en cada episodi reproductiu que són posats a disposició dels individus de la niuada en diverses formes: contingut de l'ou, aliment, calor corporal, vigilància, cobriment dels ous i polls, defensa, cacera etc. Alguns d'aquest tipus d'inversió poden ser compartits pels diferents germans (p.e. la defensa del niu) mentre que d'altres no poden ser compartits (p.e. els trossos de menjar, les reserves de l'ou) i, per tant han de ser repartits, fet que genera un conflicte d'interessos entre els diferents germans i pot desencadenar competència i fins i tot lluites que poden conduir a la mort d'alguns dels germans. Entenem com a inversió diferencial dins de la niuada el fet que es produeixi un repartiment no equitatiu dels recursos no compartibles entre els diferents membres d'una mateixa niuada. Aquestes assimetries i conflictes d'interessos no es donen únicament de forma directa entre germans que competeixen per un recurs, sinó que es donen ja abans de la posta, doncs no tots els ous tenen la mateixa mida ni disposen de les mateixes reserves, i prossegueixen durant la posta i la incubació, ja que els ous no són postos simultàneament. Aquest fet desencadena l'existència de diferències en la mida i les edats dels polls al néixer, les quals es poden considerar com un producte d'inversió diferencial entre germans. Posteriorment, es produirà una competència entre ells per aconseguir l'aliment dels pares. El repartiment de l'aliment pot ser o no equitatiu, desencadenant-se novament diferències en la inversió entre germans.

Diversos autors han estudiat alguns dels aspectes relatius a la inversió diferencial entre germans a diferents nivells de la reproducció. Alguns atribueixen un sentit adaptatiu a tals assimetries, ja que permetrien als adults ajustar l'energia

invertida a la disponibilitat de recursos. Podem distingir dos grans grups de teories que expliquen l'existència d'aquestes assimetries. En primer lloc aquelles que els donen un significat adaptatiu (sovint sota el control patern) i, en segon lloc, aquelles que les consideren com el resultat de processos no adaptatius inherents a la pròpia fisiologia dels animals. En el present capítol, intentarem analitzar el significat d'alguns fenòmens d'inversió diferencial que es produeixen en l'astor tals com l'aprovisionament dels ous, l'assincronia de posta o el repartiment de l'aliment. L'estudi de la mortalitat i del creixement dels polls ens permetran aprofundir en aquests aspectes de la biologia d'Accipiter gentilis.



## 8.2. Resultats.

### 8.2.1. La mida dels ous.

#### 8.2.1.1. Característiques generals dels ous.

S'han mesurat 220 ous pertanyents a 67 postes. La TAULA 1 resumeix les característiques biomètriques dels ous.

TAULA 1. Biometria dels ous d'astor a la Segarra. S'indica el valor mig  $\pm$  la desviació típica, (màxim i mínim) i la mida de la mostra (N) en cada cas.

---

LONGITUD	54.99 $\pm$ 2.2 mm; (45 - 61);	N=202
AMPLADA	43.15 $\pm$ 1.5 mm; (37 - 47);	N=201
PES	56.88 $\pm$ 5.5 gr; (33 - 70);	N=219
VOLUM	52.18 $\pm$ 5.1 cm <sup>3</sup> ; (30.28 - 64.22);	N=219
DENSITAT	1.09 $\pm$ 0.04 grams/cm <sup>3</sup> ; (1.03 - 1.42);	N=138

---

#### 8.2.1.2. Variabilitat interindividual dels ous.

Per tal d'esbrinar el paper de la variabilitat entre femelles en la mida dels ous s'ha realitzat una anàlisi de la variances de les variables Longitud, Amplada i Volum respecte el factor nidificació, globalment i separatament per a cada combinació d'anys i mides de posta. Globalment s'obtenen diferències altament significatives entre les mides dels ous corresponents a nidificacions diferents. El factor femella (o nidificació) explica de forma estadísticament significativa (ANOVA; 218 g.ll.;  $p=0.000$ ) el 69% de la variances de la Longitud, el 78 % de la variances en l'Amplada i el 81 % de la variances del Volum dels ous. Aquesta alta proporció es manté quan es separa per anys i mides de posta (TAULA 2).

TAULA 2. Percentatges de variabilitat en la mida dels ous explicada pel factor femella. S'indiquen els graus de llibertat totals i la significació de l'anàlisi de la varianza.

PERCENTATGE VARIANÇA EXPLICADA PEL FACTOR FEMELLA				
ANY	MIDA POSTA	LONGITUD	AMPLADA	VOLUM
1987	2	0.4 (3; n.s.)	99.7 (3; p=0.002)	85.2 (3; n.s.)
	3	85.6 (7; 0.037)	84.2 (7; p=0.044)	91.9 (14; 0.000)
	4	27.2 (10; n.s.)	68.9 (10; n.s.)	61.4 (21; 0.005)
1988	3	89.3 (17; 0.000)	94.3 (17; 0.000)	95.3 (17; 0.000)
	4	78.6 (49; 0.000)	78.0 (49; 0.000)	87.8 (49; 0.000)
	5	1.0 (9; n.s.)	54.2 (9; 0.015)	33.5 (9; n.s.)
1989	2	99.6 (3; 0.002)	22.6 (3; n.s.)	62.9 (3; n.s.)
	3	78.3 (29; 0.001)	85.9 (29; 0.000)	85.9 (29; 0.000)
	4	37.0 (15; n.s.)	65.0 (15; 0.004)	47.1 (15; 0.038)

En tots els grups, excepte aquells en que el nombre de postes mostrejades és baix, el factor femella o nidificació explica de forma significativa un percentatge força elevat de la variabilitat en la mida dels ous, indicant, doncs, que la variabilitat dins de cada posta és molt menys important.

#### 8.2.1.3. La mida dels ous i l'edat de la femella.

Les femelles joves ponen ous significativament més petits que les femelles adultes (TAULA 3). Ja hem vist al capítol referent a la mida de les postes que la mida de posta no és diferent entre les femelles joves i adultes. Per tant, ambdós grups difereixen més en la qualitat dels ous que no pas en la quantitat.

TAULA 3. Relació entre l'edat de les femelles, les dimensions dels ous i el volum total de la posta ( $m \pm d.t.$  (N)). \*\*:  $P < 0.01$ .

	JOVES	ADULTES
LONGITUD **	53.09 $\pm$ 1.7 (17)	55.28 $\pm$ 2.2 (168)
AMPLADA **	41.24 $\pm$ 0.8 (17)	43.45 $\pm$ 1.4 (167)
VOLUM **	45.98 $\pm$ 1.9 (17)	53.09 $\pm$ 4.8 (183)
DENSITAT (N.S.)	1.09 $\pm$ 0.02 (14)	1.09 $\pm$ 0.04 (119)

#### 8.2.1.4. Diferències entre ous viables i inviables.

Els ous viables són significativament més grans que els ous inviables, és a dir, aquells que no arriben a néixer per causes diferents a la predació, abandonament o molèsties humanes. A la TAULA 4 es posen de manifest aquestes diferències.

TAULA 4. Diferències de mida entre els ous viables i els ous infertils (m ± d.t. (N) i rang)

	FERTIL	INFERTILS	t-student
LONGITUD	55.25 ± 2.10 (142) (50 - 61)	52.95 ± 3.17 (10) (45 - 56)	p=0.001
AMPLADA	43.31 ± 1.47 (141) (39 - 47)	41.53 ± 2.13 (10) (37 - 45)	p=0.000
VOLUM	52.78 ± 4.93 (155) (41 - 64)	46.66 ± 6.49 (11) (30 - 56)	p=0.000
DENSITAT	1.09 ± 0.03 (96) (1.03 - 1.24)	1.09 ± 0.02 (6) (1.06 - 1.11)	p=0.997

#### 8.2.1.5. Diferències intersexuals en la mida dels ous.

Com es posa de manifest a la TAULA 5, no existeixen diferències estadísticament significatives en les dimensions dels ous que donen lloc als mascles i dels ous que donen lloc a les femelles, sexats retrospectivament.

TAULA 5. Comparació biomètrica dels ous mascle i els ous femella (m ± d.t. (N)). Cap de les variables mostra diferències estadísticament significatives entre sexes (t Student; p>0.05).

	MASCLE	FEMELLA
LONGITUD (mm)	55.41 ± 2.27 (30)	55.62 ± 2.00 (35)
AMPLADA (mm)	43.62 ± 1.39 (30)	43.46 ± 1.54 (35)
VOLUM (cm <sup>3</sup> )	53.37 ± 5.03 (39)	53.56 ± 4.96 (39)

### 8.2.1.6. Diferències interanuals en la mida dels ous.

No s'han detectat diferències estadísticament significatives en les dimensions dels ous entre els diferents anys d'estudi (TAULA 6).

TAULA 6. Comparació biomètrica dels ous postos en els diferents anys d'estudi. Unitats com a la TAULA 4. S'indica la mitja  $\pm$  desviació típica i la mida de la mostra (N).

	LONGITUD	AMPLADA	VOLUM
1987	55.37 $\pm$ 3.3 (23)	43.67 $\pm$ 2.1 (23)	53.12 $\pm$ 6.2 (41)
1988	55.20 $\pm$ 2.3 (80)	43.21 $\pm$ 1.6 (80)	52.66 $\pm$ 5.4 (80)
1989	54.30 $\pm$ 1.5 (52)	42.94 $\pm$ 1.3 (52)	50.75 $\pm$ 3.7 (52)
1990	55.20 $\pm$ 1.9 (47)	43.06 $\pm$ 1.3 (46)	52.13 $\pm$ 4.4 (46)
ANOVA	p=0.0711	p=0.2696	p=0.0957

TAULA 7. Mida dels ous corresponents a diferents mides de posta i anys (m  $\pm$  d.t.). En cap de les mides de posta apareixen diferències interanuals en la mida dels ous (ANOVA,  $p > 0.05$ ). Unicament l'any 1989 apareixen diferències estadísticament significatives en el volum dels ous de postes de diferent mida. En aquest cas els ous de les postes de 2 ous són més petits que els de les postes més grans (ANOVA;  $p = 0.0371$ ).

MIDA POSTA	ANY (N)	LONGITUD	AMPLADA	VOLUM
2	1987 (4)	55.42 $\pm$ 0.46	43.75 $\pm$ 1.46	54.36 $\pm$ 4.88
	1988 (2)	56.57 $\pm$ 0.34	42.76 $\pm$ 0.78	52.52 $\pm$ 2.27
	1989 (4)	53.17 $\pm$ 2.43	41.89 $\pm$ 1.00	47.02 $\pm$ 4.01
3	1987 (8)	56.60 $\pm$ 3.43	44.19 $\pm$ 1.41	54.37 $\pm$ 5.21
	1988 (18)	55.08 $\pm$ 2.36	43.48 $\pm$ 1.81	53.36 $\pm$ 6.04
	1989 (30)	54.54 $\pm$ 1.42	43.24 $\pm$ 1.25	51.64 $\pm$ 3.55
	1990 (27)	55.26 $\pm$ 1.97	43.21 $\pm$ 1.13	52.50 $\pm$ 3.83
4	1987 (11)	54.45 $\pm$ 3.69	43.25 $\pm$ 2.79	52.04 $\pm$ 6.96
	1988 (50)	55.35 $\pm$ 2.40	43.33 $\pm$ 1.55	53.25 $\pm$ 5.50
	1989 (16)	54.25 $\pm$ 1.22	42.98 $\pm$ 0.86	50.84 $\pm$ 2.48
	1990 (20)	54.12 $\pm$ 1.95	42.85 $\pm$ 1.54	51.65 $\pm$ 5.02

Aquest fet es corrobora també quan es comparen els anys per a cada una de les mides de posta per separat, no observant-se variacions en la mida dels ous en funció de l'any en cap cas (TAULA 7).

#### 8.2.1.7. La mida dels ous i la mida de posta.

L'amplada i el volum dels ous mostren diferències en funció de la mida de la posta (TAULA 8). Les postes de 1 i de 5 ous presenten ous més petits que els de les altres postes.

TAULA 8. Relació entre la mida de posta i la longitud, amplada i volum dels ous segons la mida de posta. S'indica el valor mig  $\pm$  la desviació típica i el nº d'ous (N) mesurats.

MIDA POSTA	LONGITUD	AMPLADA	VOLUM
1	53.35 $\pm$ 3.8 (2)	40.12 $\pm$ 0.6 (2)	44.04 $\pm$ 3.89 (2)
2	54.75 $\pm$ 2.0 (10)	42.81 $\pm$ 1.4 (10)	51.06 $\pm$ 5.14 (10)
3	55.09 $\pm$ 2.1 (83)	43.38 $\pm$ 1.4 (82)	52.70 $\pm$ 4.54 (89)
4	55.02 $\pm$ 2.3 (97)	43.17 $\pm$ 1.6 (97)	52.35 $\pm$ 5.44 (108)
5	54.41 $\pm$ 1.4 (10)	42.16 $\pm$ 0.7 (10)	48.49 $\pm$ 1.92 (10)
ANOVA	p=0.7233	p=0.0053	p=0.0155

Quan es repeteix l'anàlisi independentment per a cada un dels anys (87 - 90) (TAULA 7), la comparació entre mides de posta solament detecta l'existència de diferències estadísticament significatives l'any 1989 en que el volum dels ous és més reduït en les postes de 2 ous que en les postes més grans. Es pot concloure doncs que les postes més petites tendeixen a contenir ous més petits, especialment els anys més desfavorables.

#### 8.2.1.8. La mida dels ous i la data de posta.

A la TAULA 9 es mostra la relació entre la mida dels ous i la data de posta del primer ou de cada posta, i a la TAULA 10 es mostra la relació existent entre la mida dels ous i la data de posta estandaritzada del primer ou de cada posta. La data de posta té un clar efecte sobre la mida dels ous. Les dates de posta centrals i modals donen lloc a la producció d'ous més grans

que les dates de posta més extremes. Les diferències són degudes a la producció d'ous més amples i voluminosos a les dates centrals de la temporada, especialment en relació als ous del final de la temporada, que són notablement més petits.

TAULA 9. Relació entre la data de posta i la mida dels ous ( $m \pm d.t.$  (N)). La data de posta s'expressa en intervals contats a partir del dia 0 = 20 de Març.

DATA	LONGITUD	AMPLADA	VOLUM
0-7	54.29 $\pm$ 1.4 (26)	43.23 $\pm$ 0.9 (26)	51.20 $\pm$ 3.4 (26)
8-14	55.07 $\pm$ 2.4 (63)	42.78 $\pm$ 1.6 (63)	51.55 $\pm$ 5.6 (63)
15-21	55.34 $\pm$ 2.3 (73)	43.60 $\pm$ 1.4 (72)	53.27 $\pm$ 5.1 (87)
22-28	54.57 $\pm$ 2.1 (15)	43.50 $\pm$ 1.4 (15)	52.88 $\pm$ 4.7 (18)
>28	53.72 $\pm$ 2.3 ( 9)	40.77 $\pm$ 1.1 ( 9)	45.54 $\pm$ 3.4 ( 9)
ANOVA	p=0.1071	p=0.000	p=0.000

TAULA 10. Relació entre la data de posta estandaritzada i la mida dels ous ( $m \pm d.t.$  (N)).

DATAS	LONGITUD	AMPLADA	VOLUM
-2	54.11 $\pm$ 1.6 (19)	42.78 $\pm$ 1.0 (19)	50.28 $\pm$ 3.3 (19)
-1	55.13 $\pm$ 2.3 (49)	43.30 $\pm$ 1.5 (49)	52.31 $\pm$ 5.2 (53)
0	55.01 $\pm$ 2.3 (74)	43.23 $\pm$ 1.5 (73)	52.27 $\pm$ 5.0 (84)
1	55.35 $\pm$ 2.4 (29)	43.35 $\pm$ 1.6 (29)	53.72 $\pm$ 5.4 (32)
2	54.49 $\pm$ 2.4 (15)	42.03 $\pm$ 2.0 (15)	49.17 $\pm$ 6.4 (15)
ANOVA	p=0.3504	p=0.0428	p=0.0328

#### 8.2.1.9. La mida dels ous i l'ordre de posta.

La TAULA 11 mostra la relació existent entre l'ordre de posta i el volum estandar dels ous independentment per a cada mida de posta. El volum estandar de cada ou s'ha calculat restant del seu volum real el volum mig de la posta a la qual pertany. D'aquesta manera s'ha eliminat la variabilitat entre postes (que com hem vist és molt important) que dificultaria la detecció de tendències. Es fa evident que la mida dels ous s'incrementa des

de el primer ou cap als centrals i posteriorment torna a disminuir, assolint els valors mínims amb el darrer ou. En les postes de 2 ous, el segon és més petit que el primer, en les postes de 3 ous el segon és el més gran de tots i el tercer és el més petit. En les postes de 4 ous el segon és el més gran, el tercer és el segon més gran i el més petit és el quart. En les postes de 5 ous disposem de poca informació per poder extreure conclusions.

TAULA 11. Volum estandaritzat mig  $\pm$  desviació típica dels ous en funció de l'ordre de posta, en cada mida de posta.

	MIDA DE POSTA			
	2	3	4	5
1er	1.43 $\pm$ 1.05 (4)	0.42 $\pm$ 1.3 (18)	-0.50 $\pm$ 4.4 (16)	-0.18 $\pm$ - (1)
2on	-1.43 $\pm$ 1.05 (4)	0.85 $\pm$ 1.0 (17)	1.03 $\pm$ 2.0 (16)	-1.56 $\pm$ - (1)
3er	-	-1.13 $\pm$ 1.1 (20)	0.35 $\pm$ 1.6 (18)	0.28 $\pm$ - (1)
4art	-	-	-1.12 $\pm$ 2.2 (21)	-0.64 $\pm$ - (1)
5è	-	-	-	0.14 $\pm$ 2.79 (2)
ANOVA	p=0.008	p=0.000	p=0.096	p=0.977

Quan s'analitza el patró de variació en el volum estandaritzat dels ous en cada mida de posta independentment per a cada un dels anys d'estudi (TAULA 12) es constaten els mateixos patrons que en considerar-los conjuntament. En les postes de 4 ous no es detecten diferències estadísticament significatives relacionades amb l'ordre de posta en cap dels anys, mentre que a les postes de 3 ous es detecten tals patrons l'any 1988 i 1989, però no l'any 1987. En tots els casos, però, les tendències semblen ser les mateixes que hem esmentat més amunt. Si efectuem una ANOVA de dos factors considerant els factors any i ordre de posta, no obtenim interaccions significatives en cap de les dues mides de niuada (3 i 4 ous), i el factor ordre de posta tan sols és significatiu a les niuades de 3 ous (p=0.000).

TAULA 12. Variació del volum estandar dels ous en funció de l'ordre de posta, separatament per a cada any i mida de posta ( $m \pm d.t.$  (N)). Quan les diferències dins de cada grup són estadísticament significatives (ANOVA), s'indica la probabilitat.

		2	3	4	5
87	1	0.00 $\pm$ - (1)	1.02 $\pm$ 1.27 (3)	-1.49 $\pm$ 6.92 (6)	-
	2	0.00 $\pm$ - (1)	1.07 $\pm$ 1.94 (2)	2.48 $\pm$ 2.25 (6)	-
	3	-	-1.45 $\pm$ 1.57 (4)	0.14 $\pm$ 2.52 (5)	-
	4	-	-	-1.33 $\pm$ 3.27 (5)	-
88	1	1.61 $\pm$ - (1)	-0.37 $\pm$ 1.48 (5)	-0.28 $\pm$ 2.15 (7)	-0.18 $\pm$ - (1)
	2	-1.60 $\pm$ - (1)	1.28 $\pm$ 0.99 (5)	0.25 $\pm$ 1.32 (7)	-1.56 $\pm$ - (1)
	3	-	-0.77 $\pm$ 0.69 (6)	0.52 $\pm$ 1.28 (10)	0.28 $\pm$ - (1)
	4	-	-	-1.32 $\pm$ 1.92 (12)	-0.64 $\pm$ - (1)
	5	-	-	-	0.14 $\pm$ 2.79 (2)
		p=0.0201			
89	1	2.06 $\pm$ 0.65 (2)	0.63 $\pm$ 1.15 (10)	0.94 $\pm$ 2.34 (3)	-
	2	-2.07 $\pm$ 0.65 (2)	0.58 $\pm$ 0.90 (10)	-0.07 $\pm$ 1.13 (3)	-
	3	-	-1.22 $\pm$ 1.06 (10)	0.16 $\pm$ 0.54 (3)	-
	4	-	-	-0.26 $\pm$ 2.06 (4)	-
		p=0.0238	p=0.0005		

#### 8.2.1.10. la mida dels ous i la mida dels polls al néixer.

En 56 casos es coneix el volum de l'ou i la mida del poll al moment de néixer. Existeix una correlació estadísticament significativa entre el volum de l'ou i els pes del poll al néixer ( $r^2=0.4597$ ;  $p=0.0000$ ). La relació entre ambdues variables es pot expressar per mitjà de l'equació:

$$\text{PES AL NEIXER (gr)} = 1.44 + 0.7162 \times \text{VOLUM OU (cm}^3\text{)}$$

La correlació entre el volum de l'ou i la mida dels tars dels polls al moment de néixer també és significativa, però les diferències en el volum dels ous expliquen un percentatge menys important de la variació en la mesura del tars que el que explicaven en el cas del pes ( $r^2=0.2244$ ;  $p=0.0002$ ). La relació entre ambdues variables es pot expressar per mitjà de l'equació:

$$\text{TARS AL NEIXER (gr)} = 16.87 + 0.0909 \times \text{VOLUM OU (cm}^3\text{)}$$

La relació entre les dimensions de l'ou i del poll s'atenua, però, ràpidament en pocs dies, fins a desaparèixer per complet.



### 8.2.2. L'assincronia de naixements.

Degut a que els astors ponen els ous a intervals aproximadament de dos dies (CRAMP & SIMMONS, 1980) i que la incubació sol iniciar-se abans de finalitzar la posta, els polls neixen espaiats entre ells per un o més dies de diferència. L'ordre de naixement dels diferents polls coincideix força amb l'ordre de posta. El coeficient de correlació de Spearman entre l'ordre de posta d'un ou i el seu ordre de naixement és  $r_s=0.7697$  ( $N=71$ ;  $p<0.000$ ). Per tant, la seqüència de posta dels ous determina en gran mesura l'ordre de naixement i, per tant, l'ordre jeràrquic conseqüent de cada poll a la niuada. La major part de casos de desabenència entre el rang d'un ou i el seu ordre de naixement són deguts a ous segons que neixen abans o simultàneament amb el primer ou. A la TAULA 13 es detalla el grau d'assincronia en dies entre polls consecutius de diferents niuades.

TAULA 13. Dies de diferència d'edat entre els diferents polls consecutius (AS1 fins AS4) de les niuades de diferent mida i n<sup>o</sup> total de dies que triga a néixer la niuada completa (AST) ( $m \pm d.t.$ ). (\*: diferències entre mides de niuada (excloent les de 5 polls) significatives; Test de Kruskal-Wallis,  $p<0.05$ ).

	MIDA DE NIUADA			
	2	3	4	5
AS1 *	$1.67 \pm 1.75$ (0 - 5) (6)	$0.40 \pm 0.5$ (0 - 1) (20)	$0.38 \pm 0.51$ (0 - 1) (13)	$1.0 \pm -$ (1)
AS2 *	-	$1.80 \pm 1.06$ (0 - 5) (20)	$1.08 \pm 0.76$ (0 - 2) (13)	$0.0 \pm -$ (1)
AS3 *	-	-	$1.85 \pm 0.99$ (0 - 3) (13)	$2.0 \pm -$ (1)
AS4	-	-	-	$2.0 \pm -$ (1)
AST *	$1.67 \pm 1.75$ (0 - 5) (6)	$2.25 \pm 1.25$ (0 - 5) (20)	$3.31 \pm 1.38$ (1 - 6) (13)	$5.0 \pm -$ (1)

Els dies que triga en eclosionar una posta completa van de 0 a 6 dies, però com era lògic esperar, l'interval total de temps en que neixen els polls (AST) s'incrementa a mesura que s'incrementa la mida de niuada. Si prescindim de les niuades de 5 polls, per manca de mostra, també s'observa que, sigui quina sigui la mida de la niuada, l'assincronia més gran sempre es dona entre el penúltim i l'últim poll i la més petita entre el primer i el segon, de tal manera que el grau d'assincronia de naixements s'incrementa al llarg de la seqüència de naixements. No disposem de dades prou acurades per a poder saber si els intervals de posta entre ous consecutius varien al llarg de la posta. Tant mateix, les observacions de camp de que disposem no semblen indicar-ho així, i confirmen un interval de posta entre ous consecutius d'aproximadament dos dies, constant per a tots els ous. Per a 10 postes, hem obtingut un interval mig entre ous consecutius de  $1.9 \pm 0.5$  dies (calculat dividint el nº de dies exactes en que es diposita la posta pel nº d'ous postos). Els intervals de naixement entre polls consecutius són inferiors a l'interval de posta. Per tant, ha d'existir algun mecanisme que redueixi l'assincronia de naixement, ja que, en cas contrari, l'interval de naixement entre polls seria de dos dies i el nombre total de dies necessaris per l'eclosió d'una posta completa (AST) seria de 2, 4, 6 i 8 dies per a cada mida de niuada respectivament. Segons DRENT (1970), els ous més grans triguen més en eclosionar, però donades les diferències que hem observat nosaltres en la mida dels ous al llarg de la posta i el patró que presenten aquestes diferències no és possible que la reducció en l'assincronia de naixement es pugui atribuir a diferències en la mida dels ous. El patró d'inici de la incubació és un altre mecanisme que pot contribuir a la regulació de l'assincronia de naixements de forma més eficaç. El patró d'assincronia observat sembla indicar que la incubació no s'inicia de forma completa fins al penúltim ou de cada posta, fet que permetria explicar que l'interval d'assincronia de naixement entre els dos últims ous de cada posta sigui molt similar a l'interval de posta que hem estimat més amunt, mentre que els altres intervals són inferiors.

A la TAULA 14 es mostra el temps d'incubació de les diferents postes en funció del nombre d'ous. El temps d'incubació s'ha definit com els dies de diferència entre la data de posta i la data de naixement del primer ou de cada posta. Si bé les diferències no són estadísticament significatives, les postes més grans presenten temps d'incubació més grans, segurament com a resultat del retardament en l'inici de la incubació efectiva del primer ou. Malhauradament, no disposem de mesures prou acurades referents a l'inici de la incubació que ens permetin confirmar aquesta observació de forma més directa.

TAULA 14. Temps d'incubació (mitja  $\pm$  desviació típica) de les postes en funció del nombre d'ous inicial. (test Kruskal-Wallis;  $p=0.0821$ )

MIDA DE POSTA	N	TEMPS D'INCUBACIO (MAX - MIN)	
2	2	36.5 $\pm$ 0.71	(36 - 37)
3	17	39.8 $\pm$ 2.10	(37 - 45)
4	22	40.1 $\pm$ 2.37	(36 - 44)
5	2	44.0 $\pm$ 5.66	(40 - 48)

El temps d'incubació i l'assincronia total de naixement (AST) es correlacionen de forma negativa i estadísticament significativa tant en les niuades de 3 polls ( $r_s = -0.5556$ ;  $N=20$ ;  $p=0.011$ ) com en les de 4 polls ( $r_s = -0.6647$ ;  $N=13$ ;  $p=0.013$ ), confirmant-se així que en gran mesura la variabilitat observada en els nivells d'assincronia en niuades amb el mateix nombre de polls depèn bàsicament del moment en que s'inicia la incubació. Arribats aquí, caldria veure fins a quin punt les femelles són capaces de controlar aquest factor per tal d'optimitzar l'assincronia en base a les condicions ambientals. En les niuades de 3 polls el temps d'incubació es correlaciona de forma estadísticament significativa amb l'assincronia entre el segon i tercer poll (AS2) ( $r_s = -0.5054$ ;  $N=20$ ;  $p=0.023$ ) però no amb l'assincronia entre el primer i el segon poll ( $r_s = -0.4233$ ;  $N=20$ ;  $p=0.063$ ). El mateix passa a les niuades de 4 polls, on el temps d'incubació es correlaciona únicament amb l'assincronia entre el segon i tercer poll (AS2) ( $r_s = -0.6252$ ;  $N=13$ ;  $p=0.022$ ) però no amb

l'interval de naixement entre el primer i el segon poll ( $r_s = -0.1088$ ;  $N=13$ ;  $p=0.723$ ) ni amb l'interval de naixement entre el segon i el tercer poll ( $r_s = -0.4328$ ;  $N=13$ ;  $p=0.140$ ). Per tant, podem concloure que la variabilitat en el temps d'incubació es produeix bàsicament com a conseqüència del moment en que s'inicia la incubació entre el segon i tercer ou i afecta principalment la diferència d'edat entre el segon i tercer poll, sigui quina sigui la mida de niuada.

A la TAULA 15 es mostren els patrons de variació de l'assincronia de naixements en funció de la mida de niuada i de l'any. Per a cada una de les mides de niuada i anys s'observa que hi ha diferències estadísticament significatives en el grau d'assincronia de parells de polls successius, excepte en el cas de les niuades de 3 polls l'any 1987. En tots els casos, però, la tendència és la mateixa:  $AS1 < AS2 < AS3$ . En cap de les mides de niuada s'observen diferències interanuals significatives en els diferents nivells d'assincronia. Per tant, sembla ser que el patró d'assincronia de cada mida de niuada es manté invariable al llarg dels anys, independentment de les condicions ambientals imperants. Així mateix, no hem detectat l'existència de cap tipus de relació entre la data de posta i els nivells d'assincronia (coeficient de correlació de Spearman) per les diferents mides de niuada. Per tant, els nostres resultats semblen indicar que els patrons d'assincronia són més o menys fixes per a cada mida de posta, independentment de la data de posta i l'any en que es realitzi.

TAULA 15. Diferències interanuals en l'assincronia de naixements segons la mida de niuada. Es mostren les mitjanes  $\pm$  les desviacions típiques i la mida de mostra (N) per a cada grup. La comparació entre anys s'ha fet fer medi del test de Kruskal-Wallis (\*:  $p < 0.05$ ). Per a la comparació entre l'assincronia de parells de polls consecutius dins d'una mateixa mida de posta i any s'ha utilitzat el test de Friedman.

MIDA		AS1		AS2		AS3		AST		
NIUADA		AS1		AS2		AS3		AST		
2 polls	87	2.25 $\pm$ 1.89 (4)						2.25 $\pm$ 1.89 (4)		-
	88	0.00 $\pm$ - (1)						0.00 $\pm$ - (1)		-
	89	1.00 $\pm$ - (1)						1.00 $\pm$ - (1)		-
3 polls	87	0.60 $\pm$ 0.55 (5)		2.60 $\pm$ 1.52 (5)				3.20 $\pm$ 1.30 (5)		p=0.0736
	88	0.17 $\pm$ 0.41 (6)		1.67 $\pm$ 0.52 (6)				1.83 $\pm$ 0.75 (6)		p=0.0143
	89	0.44 $\pm$ 0.53 (9)		1.44 $\pm$ 0.88 (9)				2.00 $\pm$ 1.32 (9)		p=0.0196
		p= 0.3404		p= 0.2408				p= 0.1887		
4 polls	87	0.50 $\pm$ 0.70 (2)		1.00 $\pm$ 0.00 (2)		1.50 $\pm$ 0.71 (2)		3.00 $\pm$ 1.41 (2)		p=0.3247
	88	0.30 $\pm$ 0.48 (10)		1.20 $\pm$ 0.79 (10)		1.80 $\pm$ 1.03 (10)		3.30 $\pm$ 1.49 (10)		p=0.0069
	89	1.00 $\pm$ - (1)		0.00 $\pm$ 0.00 (1)		3.00 $\pm$ - (1)		4.00 $\pm$ - (1)		-
		p= 0.3946		p= 0.3300		p= 0.4077		p= 0. 7716		

### 8.2.3. Patrons de mortalitat dels ous i els polls.

En aquest apartat solament s'ha utilitzat la informació provinent del període 1987-1990, durant el qual es disposa de dades detallades sobre les característiques i el destí de la major part dels ous i polls.

#### 8.2.3.1. Patrons de mortalitat dels ous i taxa d'eclosió:

Causes, variacions interanuals i relació amb la mida i l'ordre de posta.

La taxa d'eclosió global de la població estudiada, és a dir, el cocient entre els ous postos i els ous eclosionats és del 70.9% (N=220). No s'observen diferències estadísticament significatives entre els percentatges d'eclosió dels diferents anys d'estudi (Chi quadrat;  $p=0.698$ ) (TAULA 16). Les causes que han ocasionat la no eclosió dels ous són diverses i es resumeixen a la TAULA 16. El motiu més freqüent és l'abandó de les postes, que ocasiona la pèrdua de tots els ous de la posta. Tant sols el 5% de tots els ous postos no eclosionen a causa de la infertilitat. La mort dels ous es pot produir en diverses fases del seu desenvolupament. Dels 64 ous que no han arribat a néixer per diverses causes, el 46.9 % van morir en un estadi desconegut de desenvolupament. De la resta, el 76.5% no estaven embrionats, el 2.9 % contenien un embrió petit, el 8.8% un embrió gros i el 11.8% un poll a punt de néixer. Dels 11 ous infertils, 10 no presentaven embrió i 1 presentava un embrió molt petit. La incidència de la no eclosió varia en funció de la mida de les postes (TAULA 17) però no es veu afectada per l'ordre de posta (TAULA 18). Com ja hem vist més amunt, els ous inviubles són significativament més petits que els no viubles.

TAULA 16. Causes de mortalitat dels ous. Variacions interanuals de la taxa d'eclosió i percentatge dels ous que moren atribuïbles a diverses causes.

	GLOBAL	1987	1988	1989	1990
TAXA ECLOS (N)	70.9 (220)	70.7 (41)	75.0 (80)	65.4 (52)	70.2 (47)
INVIABLE	17.2	16.7	25.0	11.1	14.3
HOME	10.9	25.0	20.0	0.0	0.0
PREDACIO	18.7	16.7	25.0	27.8	0.0
METEOROL	4.7	25.0	0.0	0.0	0.0
ABANDONAT	32.8	16.7	25.0	38.9	50.0
DESCONEGUT	15.6	0.0	5.0	22.2	35.7
N TOTAL D'OUS MORTS	64	12	20	18	14

TAULA 17. Mortalitat dels ous segons la mida de posta. Les diferències en el percentatge de mortalitat entre les postes de diferents mides són estadísticament significatives (Chi quadrat;  $p=0.00835$ ).

	N POSTES	OUS MORTS	OUS MORTS/POSTA	%OUS MORTS
1	2	2	1.00	100
2	5	6	1.20	60
3	30	29	0.97	32
4	27	23	0.85	21
5	2	4	2.00	40

TAULA 18. Mortalitat dels ous segons ordre de posta. S'han eliminat de l'anàlisi les postes en que moren tots els ous. Les diferències no són estadísticament significatives (Chi quadrat;  $p= 0.68066$ .)

	PRIMER	SEGON	TERCER	QUART	CINQUE
TAXA ECLOSIO	83.9%	87.1%	88.2%	75.0%	100%
INFERTILS (N)	1	1	2	4	0
N OUS POSTOS	31	31	34	20	2

Si bé la mortalitat dels ous en conjunt no sembla estar influenciada per l'ordre de posta, el percentatge d'infertilitat

és molt més elevat en els ous quarts que en els anteriors. El 25% dels ous quarts són infèrtils, mentre que solament ho són el 4.3% dels ous primers, segons i tercers junts. Igualment, la taxa d'eclosió dels ous postos per femelles joves (58.8% ; N=17) és força inferior a la de la globalitat de la població.

### 8.2.3.2. Patrons de mortalitat dels polls.

#### 8.2.3.2.1. Característiques generals de la mortalitat dels polls: Causes, variacions interanuals i patró temporal.

De 168 polls nascuts en la població estudiada entre els anys 1987 i 1990, es coneix el destí de 163, dels quals arribaren a volar el 60.1%. La resta de polls moren o desapareixen dels nius per diverses causes que es detallen a la TAULA 19. En relació a les causes de mortalitat, s'ha definit com a "naturals" aquelles morts que es produeixen al niu sense ser ocasionades per l'home ni per predadors i que són conseqüència, segurament, de la competència entre germans.

TAULA 19. Causes de mortalitat dels polls. S'indica el percentatge de tots els polls morts o desapareguts que ho fan pels diversos motius indicats.

	GLOBAL	1987	1988	1989	1990
NATURAL	30.8	20.0	38.4	37.5	11.1
PREDACIO	9.2	0.0	3.8	31.2	0.0
HOME	30.8	80.0	38.5	6.2	5.5
CAUSA DESCONEGUDA	29.2	0.0	19.2	25.0	55.5
N DE POLLS MORTS	65 (40%)	10 (32%)	26 (39%)	16 (47%)	18 (56%)
N TOTAL POLLS	163	31	66	34	32



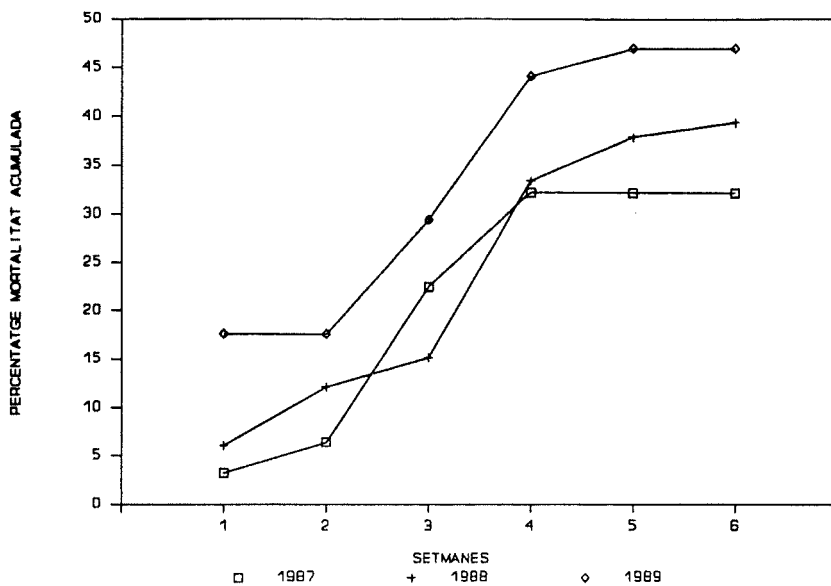


FIGURA 1. Patrons temporals de mortalitat dels polls els diferents anys d'estudi.

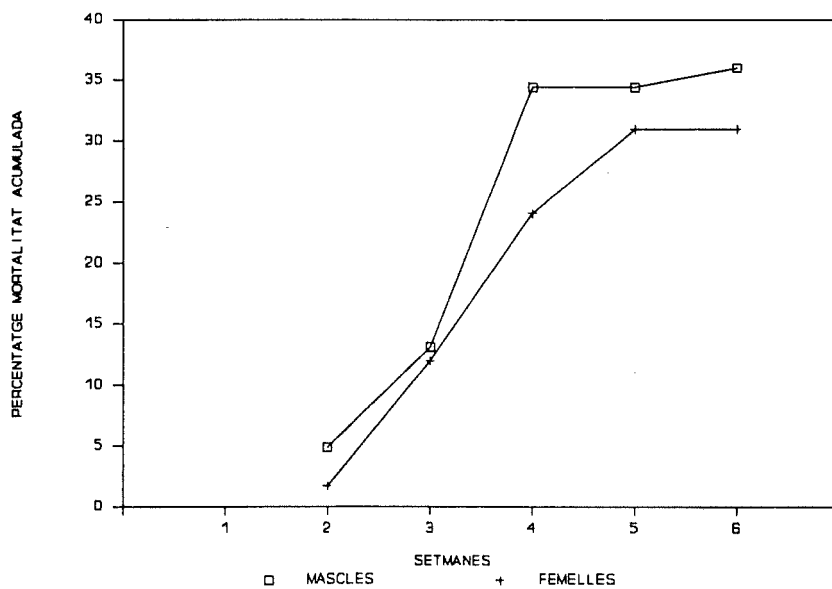


FIGURA 2. Patrons temporals de mortalitat dels polls segons el seu sexe.

La mortalitat dels polls s'ha incrementat considerablement els dos darrers anys d'estudi (TAULA 19 i FIGURA 1) segurament a causa de la disminució en les poblacions de conill (veure el capítol 2). S'han incrementat notablement les mortalitats atribuïbles a la predació i a causes desconegudes, probablement com a conseqüència d'una menor vigilància del niu per part dels adults arrel de la manca d'aliment.

La mortalitat ocasionada directament per l'home sembla haver disminuït al llarg del present estudi. Aquesta disminució de la incidència humana sobre el procés reproductiu també es fa patent en analitzar les causes de fracàs reproductor de les parelles (capítol 10) i és atribuïble segurament a la presència dels investigadors a l'àrea d'estudi més que a una reducció real de la importància de l'home com a destructor de niuades d'astor fora de l'àmbit geogràfic del nostre estudi. També, com es comenta al capítol 10, la predació humana pot ser depenent de la densitat de reproduccions amb polls, fet que explicaria també la forta disminució de les causes humanes els dos darrers anys.

La mortalitat dels polls no és constant al llarg de tot el període d'estada al niu, sinó que existeixen alguns moments crítics en que es dona el màxim risc (TAULA 20). Globalment, la mortalitat és relativament elevada durant la primera setmana de vida dels polls (8.4%), disminueix força la segona setmana, per, posteriorment tornar a incrementar-se a partir de la tercera setmana, assolint el màxim a la quarta setmana de vida dels polls. Posteriorment, disminueix fortament fins al final del període reproductor. Si analitzem el patró temporal de les diverses causes de mortalitat, observarem que la mortalitat associada a l'home (espolis) es produeix principalment a la quarta setmana de vida, la predació es produeix a partir de la tercera setmana de vida i la reducció natural de niuada mostra un pic durant la primera setmana i un altre pic a la quarta i cinquena setmanes.

TAULA 20. Taula de vida dels polls d'astor a la Segarra des del naixement fins a l'envol. Dades agrupades corresponents als anys 1987, 1988 i 1989. L'any 1990 no s'ha inclòs donat que no es va realitzar un seguiment intensiu dels nius que permetès establir les edats en que es produïen les morts dels polls.

SETMANA	MORTS*	f <sub>x</sub>	m <sub>x</sub> (%)				
			TOTAL	RED.	PRED.	HOME	ALTRES
-	-	131	-	-	-	-	-
1 <sup>a</sup>	11	120	8.4	4.6	0.0	0.0	3.8
2 <sup>a</sup>	5	115	4.2	1.7	0.0	0.8	2.5
3 <sup>a</sup>	11	104	9.6	0.9	2.6	6.1	0.0
4 <sup>a</sup>	20	84	19.2	4.8	1.9	10.6	1.9
5 <sup>a</sup>	5	79	5.9	4.8	0.0	0.0	1.2
6 <sup>a</sup>	1	78	1.3	0.0	1.3	0.0	0.0

\*: n<sup>o</sup> d'exemplars morts al llarg de la setmana de vida indicada.

f<sub>x</sub>: n<sup>o</sup> d'exemplars que queden vius al final de la setmana de vida indicada.

m<sub>x</sub>: mortalitat. Percentatge d'individus que, havent arribat vius a la setmana indicada, no arriben a la setmana següent.

#### 8.2.3.2.2. Mortalitat dels polls i mida de l'ou.

Per tal de saber si la mortalitat durant els primers quinze dies de vida es relacionava d'alguna manera amb factors anteriors al naixement, com per exemple, la mida de l'ou, hem comparat les dimensions dels ous d'on procedeixen els polls morts durant les dues primeres setmanes de vida i aquells que superen aquesta edat. No hem obtingut diferències estadísticament significatives en cap de les mesures realitzades, com tampoc s'obtenen quan es consideren únicament els polls quarts. Igualment, tampoc s'observen diferències en la mida dels ous dels polls morts abans dels 5 dies d'edat i els que sobreviuen més enllà. Per tant, la mortalitat dels polls no sembla determinada per la mida de l'ou del qual provenen, ni tan sols quan es tracta de polls mal situats dins de la jerarquia de la niuada.

#### 8.2.3.2.3. Mortalitat dels polls en funció de la mida de niuada.

Si bé les niuades més grans experimenten unes pèrdues de polls més elevades en termes absoluts, en termes relatius no existeixen

diferències en el percentatge de mortalitat que es produeix en les diferents niuades en funció de la seva mida (TAULES 21 i 22). Les causes de mortalitat també semblen associades a la mida de la niuada, ja que la mortalitat ocasionada per reducció natural s'incrementa progressivament amb la mida de niuada (FIGURA 3). D'altra banda, el patró temporal de mortalitat de les niuades de 2 polls és força diferent del de les altres niuades (FIGURA 4), ja que segurament no té tant a veure amb problemes d'ajust de la mida de niuada com en deficiències per part dels adults per a tirar endavant la niuada sencera, reflexades ja en la reduïda mida de niuada inicial.

TAULA 21. Mortalitat dels polls en funció de la mida de niuada. La mortalitat absoluta es refereix al nombre mig de polls que moren en cada niuada d'una determinada mida. La mortalitat relativa es refereix al percentatge de polls que moren de tots els polls nascuts en una niuada d'una mida determinada.

MIDA NIUADA	FREQ.	POLLS MORTS	MORT. ABSOLUTA	MORT. RELATIVA (%)	% DE NIUADES AMB REDUC.NATURAL
1	1	0	0.00	0.00	0%
2	7	6	0.85	42.9	0%
3	25	27	1.08	36.0	24%
4	17	31	1.82	45.6	47%
5	1	1	1.00	20.0	100%

TAULA 22. Mortalitat natural dels polls en funció de la mida de niuada separatament per a cada any.

	1987		1988			1989		1990	
MIDA NIUADA:	3	4	3	4	5	3	4	2	3
VOLA	15	7	16	33	4	22	3	17	15
MORT	0	1	2	7	1	5	1	1	1
% NIDIFIC	0%	50%	33%	70%	100%	55%	100%	17%	25%

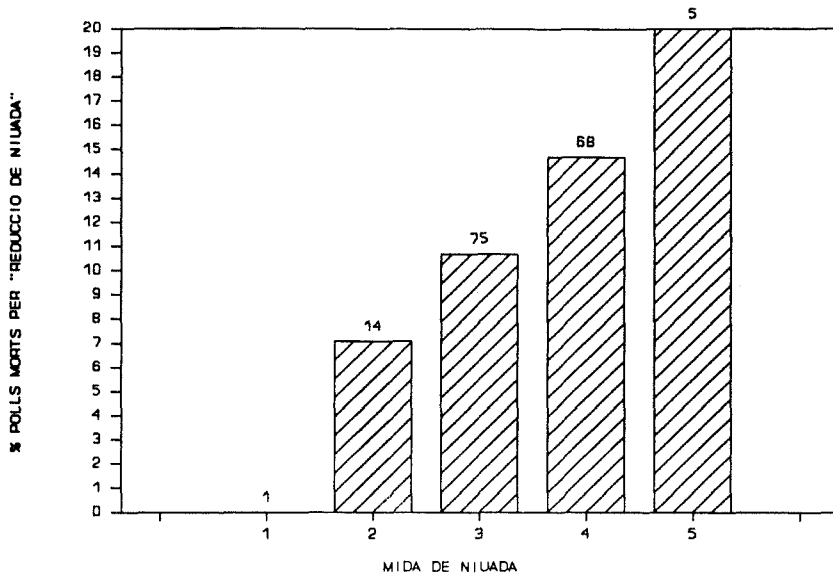


FIGURA 3. Incidència de la reducció natural de niuada en funció de la mida de niuada. Les barres indiquen el percentatge de polls que moren per aquesta causa en cada mida de niuada. Els números indiquen el nombre total de polls.

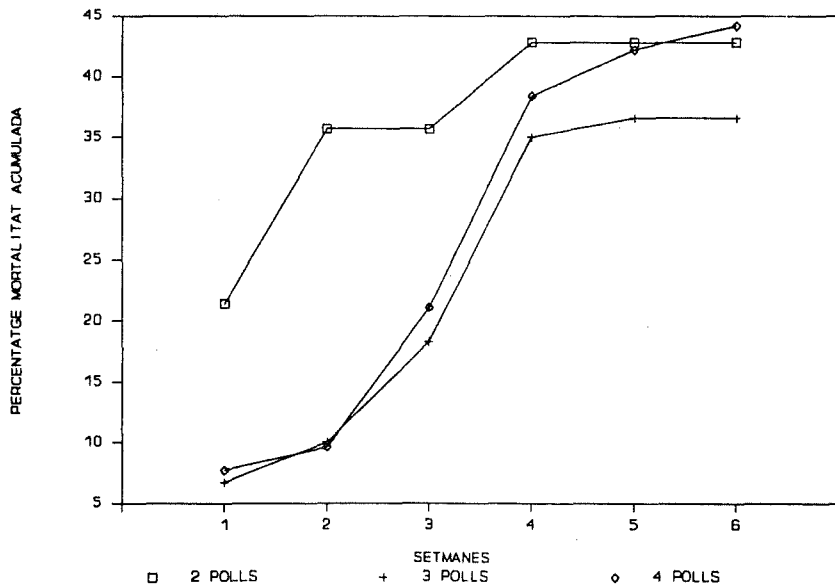


FIGURA 4. Patrons temporals de mortalitat dels polls en funció de la mida de niuada.

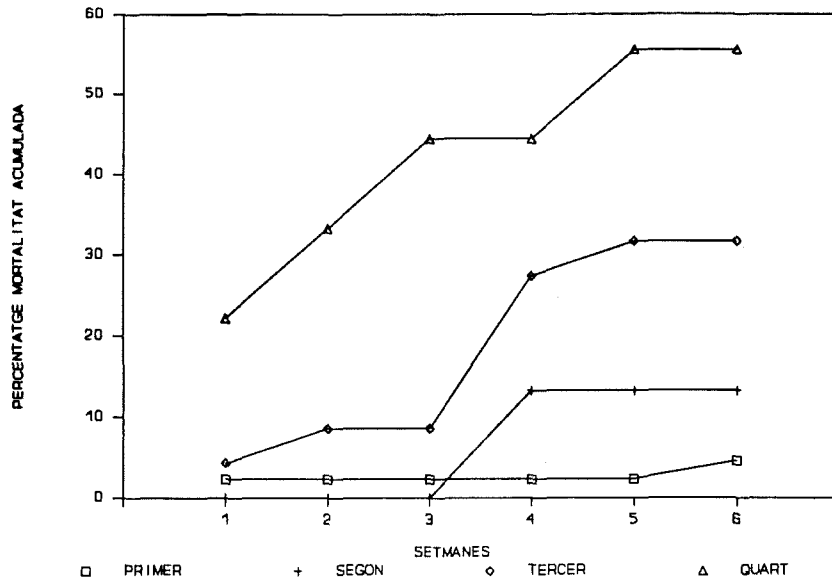


FIGURA 5. Patrons temporals de mortalitat dels polls en funció de l'ordre de naixement. No s'han considerat les reproduccions en que hi ha intervenció humana o pèrdues totals.

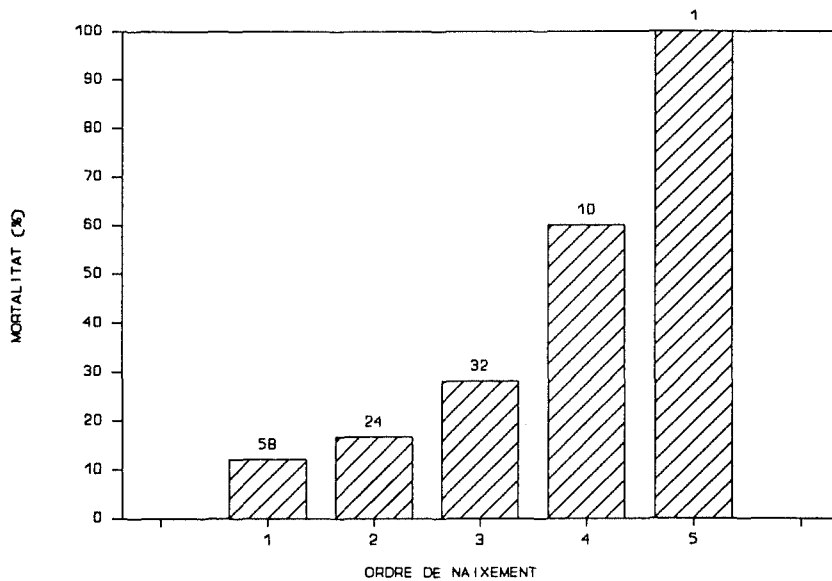


FIGURA 6. Patró de mortalitat dels polls en funció de l'ordre de naixement. S'indica el percentatge de polls pertanyents a cada classe que moren. Sobre cada barra s'indica la mida de mostra de cada classe. Les diferències són estadísticament significatives (Chi quadrat;  $p < 0.001$ ).

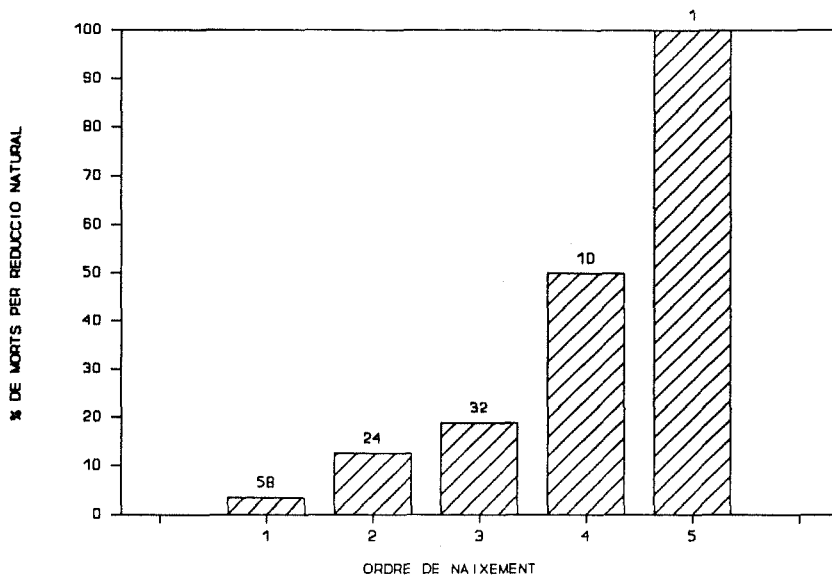


FIGURA 7. Incidència de la reducció natural de niuada en funció de l'ordre de naixement.

#### 8.2.3.2.4. Mortalitat dels polls segon l'ordre de naixements.

La mortalitat dels polls sembla veure's fortament afectada per l'ordre de naixement. Sense considerar aquelles reproduccions en que moren tots els polls, podem analitzar els patrons de mortalitat en funció de l'ordre de naixement, resultats que queden reflexats a les FIGURES 5 i 6. Queda ben palès que els polls més joves dins de cada niuada tenen probabilitats de morir més elevades que els seus germans més grans. Si considerem la mida de niuada (TAULA 24) constatem que sempre és el darrer poll de cada niuada el que té la més alta probabilitat de morir, tret de les niuades de 2 polls en les quals la mortalitat, com ja hem comentat, sembla anar lligada a fenòmens diferents a la reducció de niuada. També les causes de mortalitat semblen anar associades a l'ordre de naixement (FIGURA 7). Si separem les causes de

mortalitat en dos grans grups, a saber, mortalitat "Natural" i mortalitat deguda a factors externs (Predació o intervenció humana), observem que la proporció entre els polls morts per causa natural i els morts a causa de factors externs s'incrementa fortament a mesura que incrementem l'ordre de naixement (TAULA 23) de manera que la mortalitat dels germans més grans és atribuïble majoritàriament a la predació o la intervenció humana, mentre que la dels germans petits és conseqüència majoritàriament de fenòmens de reducció natural de la mida de la niuada.

TAULA 23. Importància relativa de les morts "naturals" i les que s'originen com a conseqüència de la intervenció d'un factor extern, en funció de l'ordre de naixement.

	1	2	3	4	5
nº polls mort natural	2	3	6	5	1
nº polls mort externa	4	1	2	1	0
natural/externa	0.5	3	3	5	-

TAULA 24. Mortalitat Natural dels polls segons l'ordre de naixement i la mida de niuada. No s'han considerat les niuades amb reducció total de niuada. S'indica el nombre de polls morts per reducció natural / nombre de polls que arriben a volar.

ORDRE:	0	1	2	3	4
2 polls	0/4	0/4	-	-	-
3 polls	1/24	2/4	4/10	-	-
4 polls	1/14	1/4	1/8	5/3	-
5 polls	0/1	0/2	-	0/1	0/1



#### 8.2.3.2.5. Mortalitat en funció del sexe.

El sexe és un factor que s'ha de tenir necessàriament en compte en considerar els patrons de mortalitat dels polls d'astor, ja que es tracta d'una espècie acusadament dimòrfica a partir de les dues setmanes de vida dels polls. Aquest dimorfisme de mida pot comportar l'aparició de dominància del sexe més gran (les femelles) sobre el més petit (els mascles), fet que podria ocasionar una mortalitat més gran dels mascles o la possibilitat que cada sexe presenti respostes diferents davant de factors stressants (manca d'aliment, climatologia adversa etc.).

S'ha determinat el sexe de 144 polls (TAULA 25) i no s'han detectat diferències estadísticament significatives en les mortalitats globals de cada sexe (Chi quadrat;  $p=0.5578$ ), si bé aquesta resulta ser lleugerament més baixa en les femelles (29.7%;  $N=74$ ) que en els mascles (34.3%;  $N=70$ ). Si eliminem de l'anàlisi les reproduccions fracassades total o parcialment a causa de la intervenció de l'home, la predació, la climatologia adversa i els fracassos totals, obtenim una mortalitat força superior en els mascles (20.4%;  $N=54$ ) que en les femelles (11.1%;  $N=54$ ), però tampoc s'assoleix significació estadística (Chi quadrat;  $p=0.1865$ ). Quan es consideren per separat les diferents mides de niuada i ordres de naixement (FIGURES 8 i 9) també obtenim novament una major mortalitat en mascles que en femelles per a tots els ordres de naixement i mides de niuada. Les diferències més grans apareixen, en els polls quarts i a les niuades més grans, però en cap cas aquestes diferències assoleixen significació

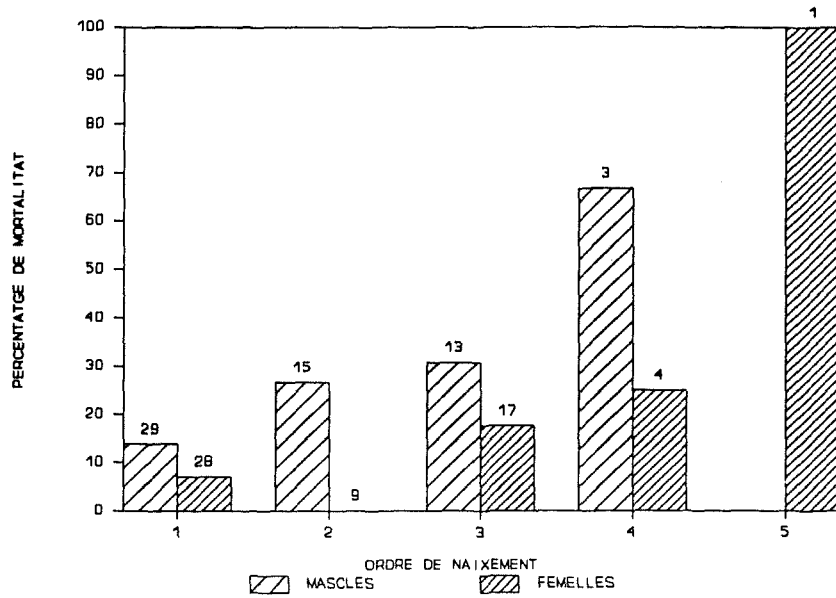


FIGURA 8. Mortalitat dels polls mascles i femelles en funció de l'ordre de naixement.

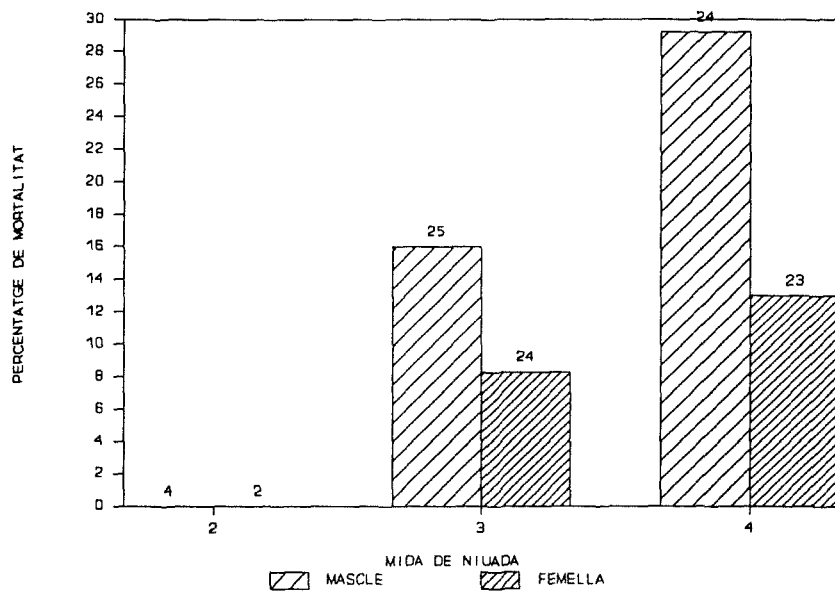


FIGURA 9. Mortalitat dels polls mascles i femelles en funció de la mida de niuada.

estadística (Test de Fisher). Quan es repeteix l'anàlisi separatament per a cada un dels anys d'estudi, en cap dels anys es troben diferències estadísticament significatives entre els patrons de mortalitat de cada sexe. Els patrons temporals de mortalitat per a cada sexe s'han analitzat a partir de la segona setmana de vida (abans no és possible determinar el sexe dels polls). Potser la única diferència destacable és el fet que els mascles que moren ho fan més aviat que les femelles, en les quals la mortalitat és més baixa però es perllonga fins edats més avançades (FIGURA 2).

TAULA 25. Diferències intersexuals en la mortalitat.

	SOBREVIU	MORT
1987		
mascle	11	5
femella	10	4
1988		
mascle	18	12
femella	22	9
1989		
mascle	10	5
femella	8	5
1990		
mascle	7	2
femella	12	4
GLOBAL		
mascle	46	24
femella	52	22

#### 8.2.3.2.6. Mortalitat i assincronia de neixements.

Com hem vist l'assincronia de naixements genera una jerarquia dins de la niuada, determinada per l'ordre de naixement, que facilita la reducció de la mida de la niuada. Aquest fenomen pot ser positiu sempre i quan vagi associat a limitacions de caire tròfic, però no en cas que es produeixi independentment d'aquestes limitacions. Hi ha un factor que encara no hem

considerat que és la importància dels nivells d'assincronia de cara a l'establiment d'aquesta jerarquia i de cara a la determinació de les probabilitats de mort dels polls més joves de les niuades. El control dels nivells d'assincronia per part de la femella podria ser una forma per medi de la qual aquestes podrien regular el grau de jerarquització dins de la niuada en funció de les condicions ambientals. Si bé ja hem vist que a nivell fenotípic aquest ajust no es produeix (veure l'apartat 8.2.2.), cal determinar si els nivells d'assincronia observats, que aparentment es troben genèticament fixats, són els nivells òptims, tant a nivell de mortalitat com a nivell de creixement. Deixem per més endavant l'estudi de l'efecte de l'assincronia sobre els patrons de creixement i centrem-nos ara en els efectes sobre la mortalitat dels polls.

Malhauradament no disposem de prou dades que permetin valorar de forma adient la importància de l'assincronia de naixement com a factor regulador de la mortalitat intraniuada (TAULA 26). Tota manera, les observacions realitzades semblen indicar que la probabilitat de morir dels darrers polls a les niuades de quatre durant els primers dies de vida es veu fortament incrementada si la diferència d'edat amb els germans més grans és gran (TAULA 27) (veure també l'apartat 8.2.6.3.).

TAULA 26. Percentatge de nidificacions en que es produeix reducció de niuada en funció del nivell d'assincronia total. No s'han considerat les nidificacions en que es produeixen pèrdues totals per qualsevol motiu, ni aquelles en que hi ha hagut intervenció humana. La migradesa de la mostra resultant no permet extreure conclusions.

AST	NIUADES 3 POLLS		NIUADES 4 POLLS	
	N	% REDUCCIO	N	% REDUCCIO
0 - 1	3	33 %	1	100 %
2 - 3	10	30 %	5	60 %
MES DE 3	1	100 %	4	75 %

TAULA 27. Percentatge de polls quarts de les niuades de 4 polls que moren en funció del grau d'assincronia total a la niuada a que pertanyen.

	Mort abans de 7 dies	Viu més enllà de 7 dies
0 - 1 dia	0 ( 0 %)	1
2 - 3 dia	1 (17 %)	5
més de 3 dies	2 (40 %)	3

#### 8.2.4. Creixement dels polls.

S'han obtingut mesures de 134 polls d'astor, si bé de cara als ajustaments de les corbes individuals de creixement solament s'han considerat aquells polls que van aconseguir superar l'edat de 30 dies, ja que tan sols en aquest casos és possible realitzar una estimació prou acurada dels paràmetres característics de la corba de creixement (veure Material i mètodes).

##### 8.2.4.1. Característiques generals del creixement dels polls.

A les FIGURES 10, 11, 12, 13 i 14 es mostra el tipus de creixement que experimenten diverses estructures (Pes, bec, tars, 7<sup>a</sup> primària i cua) en mascles i femelles per separat. En l'elaboració d'aquestes figures s'ha utilitzat la informació provinent de tots els polls. A la TAULA 28 s'especifiquen els paràmetres de creixement corresponents a cada un dels sexes per a cada una de les mesures realitzades, considerant únicament aquells individus que arribaren a realitzar l'envol. No es consideren doncs aquells individus morts al llarg del període de creixement al niu.

Els mascles i les femelles neixen a partir d'ous de mesura similars (veure apartat 8.2.1.5.) i presenten al moment de néixer mides també similars (TAULA 28). En acabar el període de creixement al niu, l'acusat dimorfisme sexual de mida que presenten els dos sexes determina lògicament l'existència d'acusades diferències en els nivells assintòmics del pes, el tars i el bec (APES, ATARS, ABEC). En canvi, les taxes globals de creixement d'aquestes estructures (RPES, RTARS, KBEC) no presenten diferències intersexuals per la qual cosa cal esperar un període més llarg de creixement per les femelles que per als mascles (veure l'apartat 8.2.5.). Si que són diferents les taxes de creixement de les plomes de vol, lleugerament però significativament més altes en les femelles que en els mascles, en els quals, però, l'emergència d'aquestes plomes es produeix aproximadament un dia abans que en les femelles. Aquesta major

TAULA 28. Paràmetres de creixement dels mascles i les femelles d'astor. (Mitjana  $\pm$  desviació típica; coeficient de variació (%)). t-Student entre sexes : \*\* p<0.01; NS: diferències entre sexes no significatives (p>0.05). (La N per les mesures relatives al bec és 28 i 30, enlloc de 39 i 40 respectivament).

		MASCLE			FEMELLA		
		(N=39)			(N=40)		
		MITJA	$\pm$ S.D.;	C.V.	MITJA	$\pm$ S.D.;	C.V.
APES	**	679.26	$\pm$ 59.82;	8.8	955.37	$\pm$ 55.33;	5.8
ATARS	**	83.95	$\pm$ 1.70;	2.0	94.82	$\pm$ 2.03;	2.1
ABEC	**	19.87	$\pm$ 1.47;	7.4	22.34	$\pm$ 1.46;	6.5
RPES	NS	22.00	$\pm$ 3.00;	13.6	23.37	$\pm$ 4.19;	17.9
RTARS	NS	14.10	$\pm$ 1.03;	7.3	14.49	$\pm$ 1.02;	7.0
KBEC	NS	0.66	$\pm$ 0.11;	16.7	0.71	$\pm$ 0.08;	11.3
INEPES	**	12.87	$\pm$ 2.04;	15.8	14.49	$\pm$ 2.02;	13.9
INETARS	**	10.74	$\pm$ 1.70;	15.8	12.01	$\pm$ 1.90;	15.8
INPPES	NS	48.57	$\pm$ 5.78;	11.9	47.50	$\pm$ 5.42;	11.4
INPTARS	NS	61.37	$\pm$ 3.56;	5.8	60.14	$\pm$ 3.79;	6.3
E7	**	9.70	$\pm$ 1.19;	12.3	10.40	$\pm$ 1.16;	11.1
ECUA	**	11.25	$\pm$ 1.43;	12.7	12.11	$\pm$ 1.47;	12.1
P7	**	6.15	$\pm$ 0.34;	5.5	6.36	$\pm$ 0.25;	3.9
PCUA	**	5.62	$\pm$ 0.40;	7.1	5.84	$\pm$ 0.37;	6.3
IPES	NS	39.60	$\pm$ 3.69;	9.3	41.21	$\pm$ 4.25;	10.3
ITARS	NS	21.26	$\pm$ 0.96;	4.5	20.82	$\pm$ 1.13;	5.4
IBEC	NS	7.13	$\pm$ 0.88;	12.3	7.08	$\pm$ 0.71;	10.0

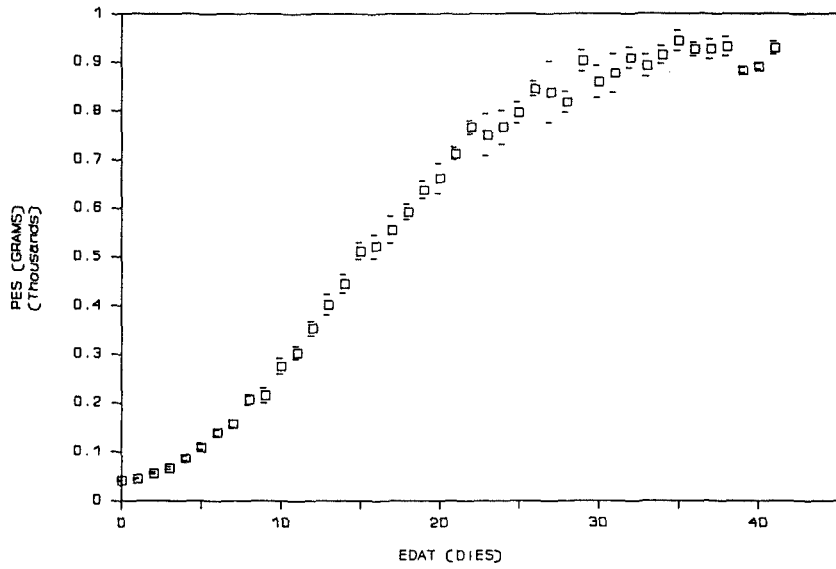
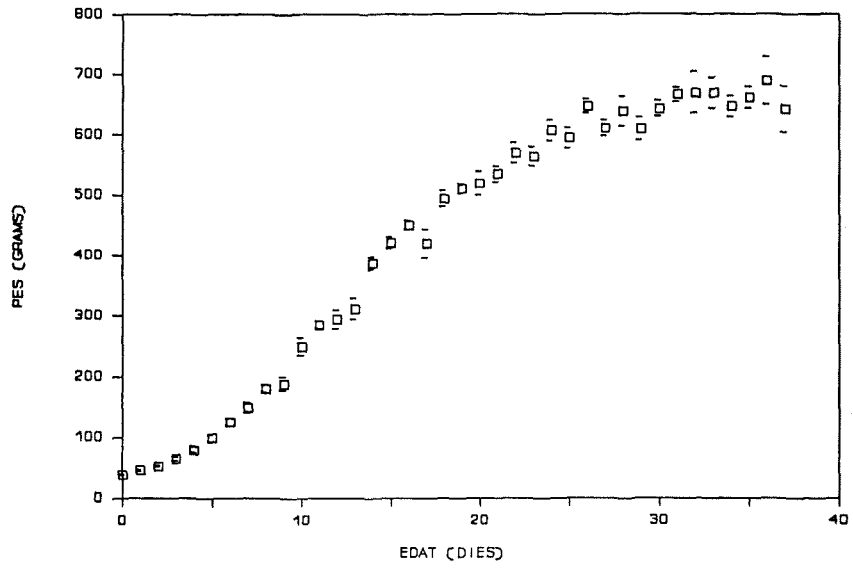


FIGURA 10. Creixement ponderal del polls d'astor mascle (a dalt) i femella (a baix). ( $\bar{x} \pm$  error estandar).



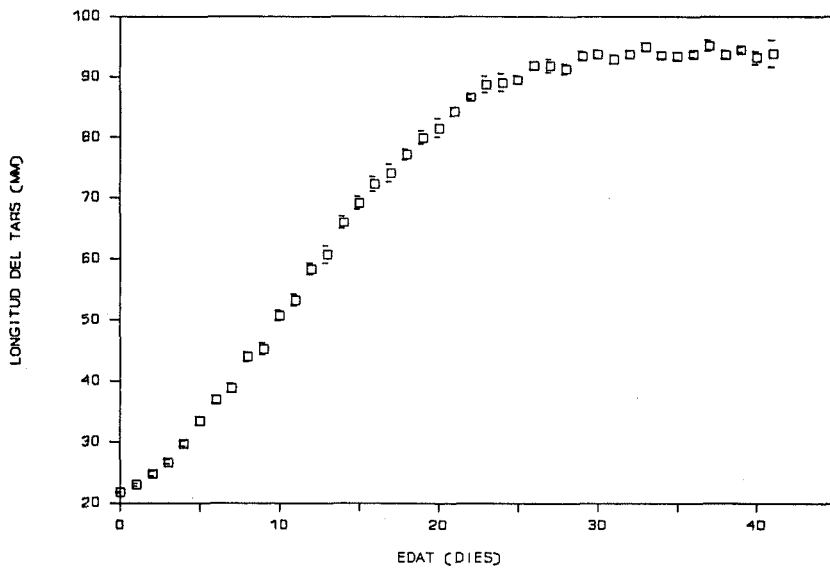
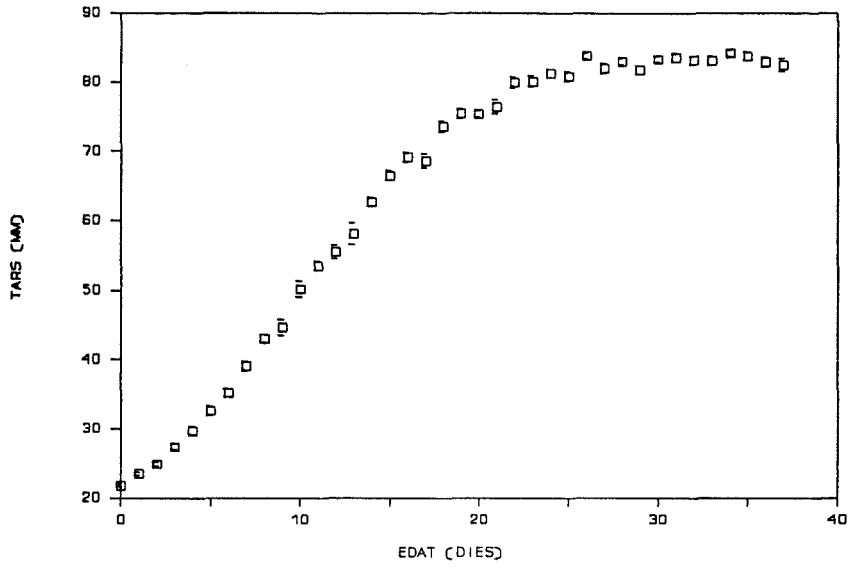


FIGURA 11. Creixement del tars dels polls d'astor mascle ( a dalt) i femella (a baix).

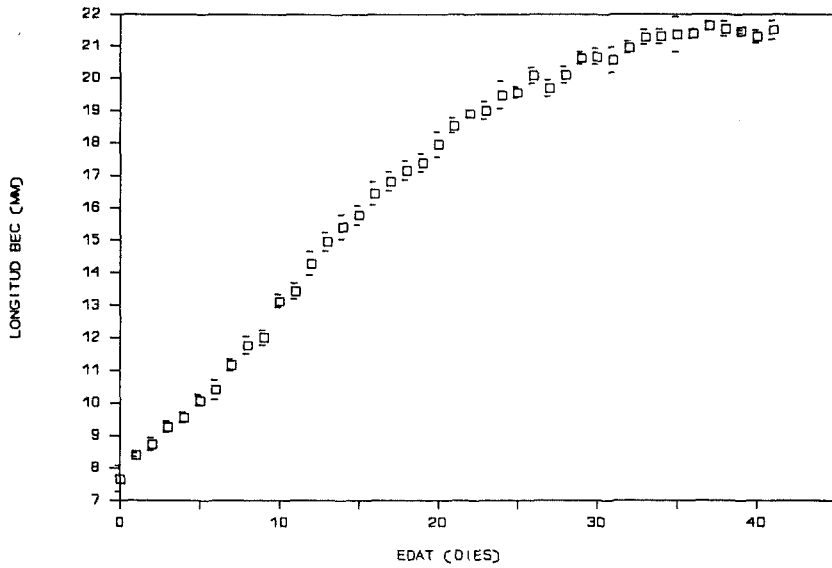
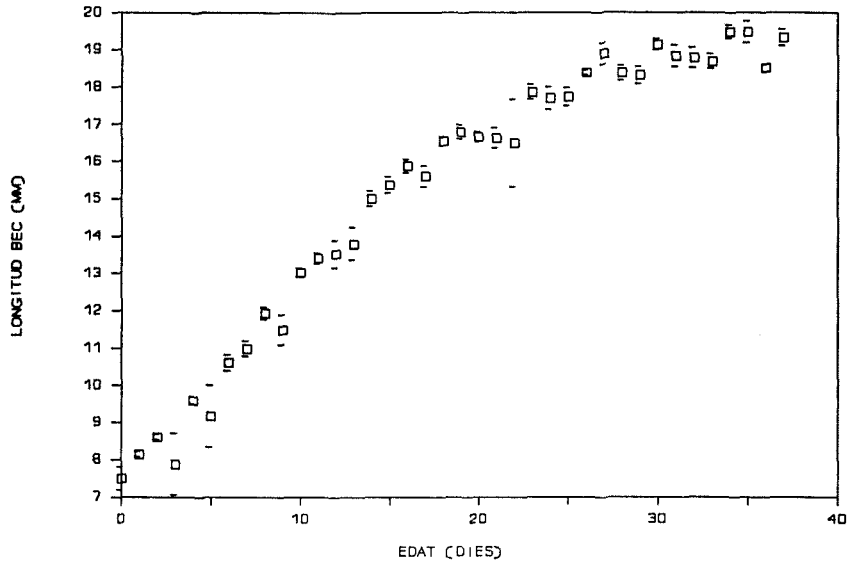
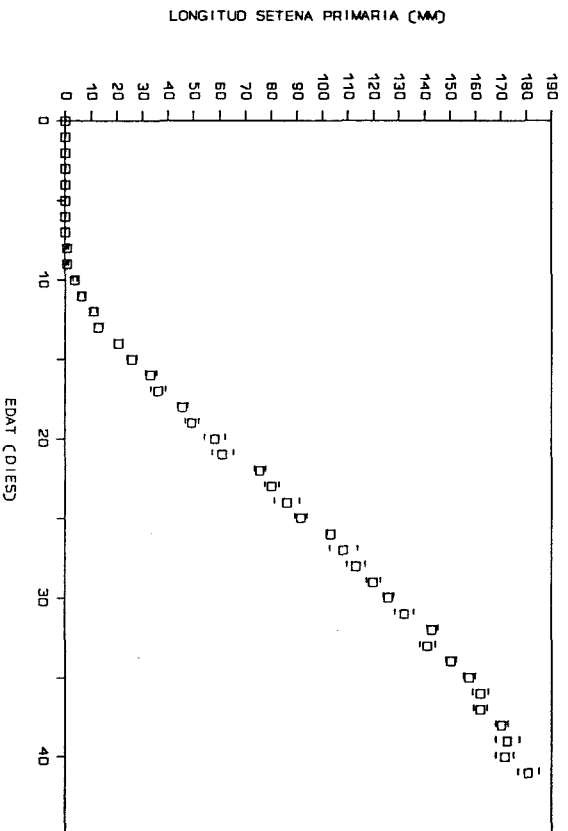
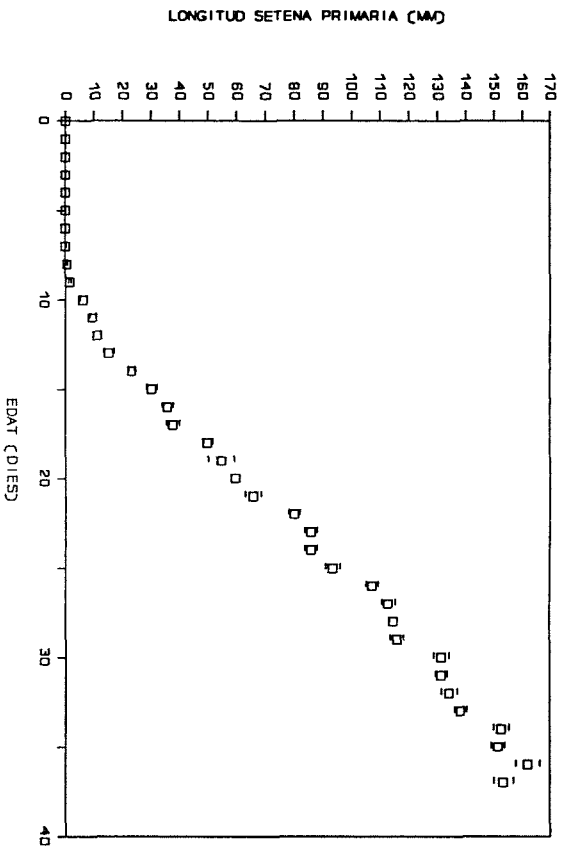
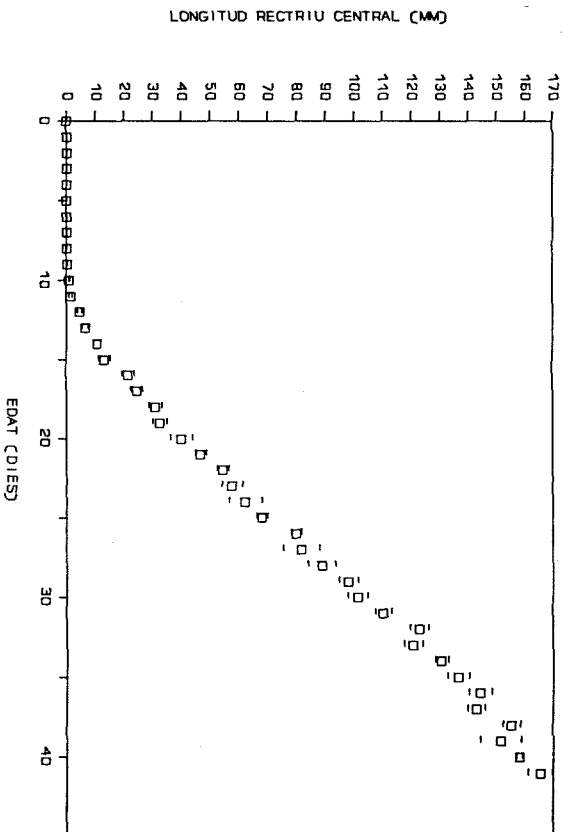
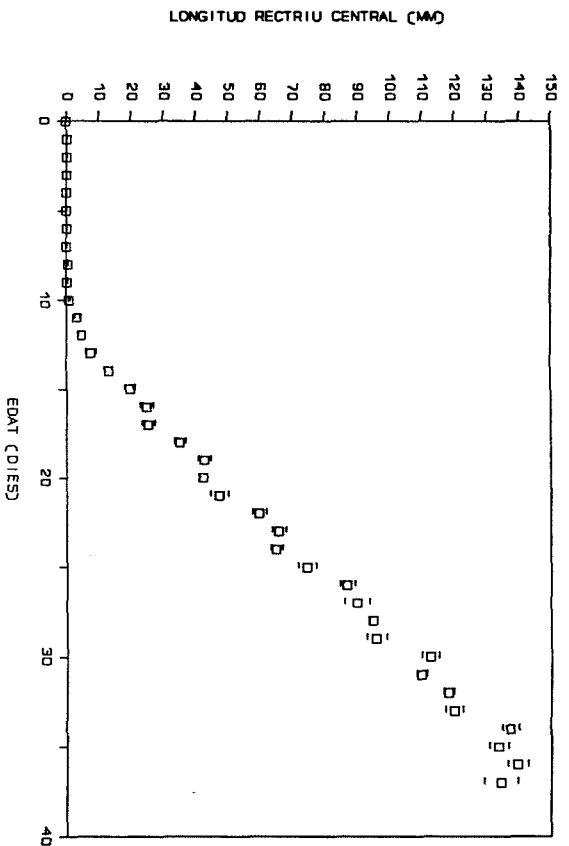


FIGURA 12. Creixement del bec dels polls d'astor mascle (a dalt) i femella (a baix).





precocitat dels mascles es fa palesa també en la posició del punt d'inflexió de les corbes de creixement de pes i de tars, significativament més avançats en els mascles. Tota manera, les posicions relatives dels punts d'inflexió en relació als valors asimptòtics assolits pel pes i pel tars (INPPES, INPTARS), són idèntiques en ambdós sexes indicant que les diferències observades a aquest nivell són bàsicament reflexe de les diferències en els nivells asimptòtics de cada sexe més que no pas a diferències en la forma de creixement que, atenent als valors de INEPES i INETARS pròxims al 50% en ambdós sexes, es pot assimilar al model logístic (RICKLEFS, 1967). Podem concloure doncs que no es constaten diferències notables en els patrons de creixement dels mascles i les femelles, tret dels que es deriven de la necessitat d'aquestes últimes d'assolir una mida més gran per la qual cosa es veuen obligades a allargar el període d'estada al niu. Les diferències més notables es donen a nivell de plomatge, mostrant els mascles un creixement més precoç.

Tant l'assimptota del pes (APES) com la constant de creixement del pes (RPES) presenten coeficients de variació força més elevats que els seus homòlegs pel tars (ATARS i RTARS). Aquest fet es pot explicar tenint present la inherent aleatorietat associada a la mesura del pes al camp, però també sembla existir, com suggereixen altres autors, una competència entre les estructures en creixement que determina una menor flexibilitat en el creixement del tars, mentre que l'increment del pes es mostra força més flexible davant la disminució en la disponibilitat d'aliment. Els paràmetres relatius al creixement del tars mostren coeficients de variació en general força més baixos que els anàlegs per a altres estructures, de manera que podem concloure que aquesta estructura gaudeix de prioritat davant les altres en cas de conflictes energètics. A més, el valor asimptòtic del tars té el coeficient de variació més baix de tots els paràmetres analitzats, possiblement perquè aquesta variable és en gran part determinada genèticament i és molt poc influenciable per les variacions ambientals. També és destacable que el coeficient de variació de INPTARS sigui molt més baix que

el seu corresponent de pes (INPPES), fet que ens corrobora el que acabem de dir. Igualment, les constants de creixement de les plomes presenten coeficients de variació encara més baixos que la velocitat de creixement del tars, indicant que les estructures relacionades amb el vol també són prioritàries al llarg del creixement.

Per tal de poder tractar conjuntament els mascles i les femelles, i considerant que no hi ha diferències importants en els patrons de creixement, s'han estandaritzat les dades (veure Material i mètodes) per tal d'eliminar les diferències absolutes existents. A partir d'aquests nous valors (que denominarem TAPES, TATARS, TRPES... etc.) s'ha realitzat un anàlisi de components principals (ACP) aplicant la rotació VARIMAX, amb l'objectiu de reduir la dimensionalitat de les dades i obtenir una idea precisa de les principals fonts de variació dels patrons de creixement, per tal de poder, posteriorment, buscar l'origen d'aquesta variabilitat. En la realització de l'anàlisi de components principals s'han emprat les següents 12 variables transformades: TAPES, TATARS, TRPES, TRTARS, TE7, TECUA, TP7, TPCUA, TINEPES, TINETARS, TINPPES, TINPTARS.

Els quatre primers eixos resultants de l'aplicació de l'anàlisi de components principals a la matriu de dades dels 79 polls i 12 variables absorbeixen el 83.1 % de la varianza (35.5%, 20.5%, 17.2% i 9.9% respectivament) (TAULA 29). El primer eix de l'anàlisi es relaciona fortament i positivament amb quatre variables: l'edat d'emergència de la setena primària, l'edat d'emergència de la cua, l'edat al moment de la inflexió del pes, l'edat al moment de la inflexió del tars, i en menor mesura, però també de forma significativa, amb TINPPES, TINPTARS, i TRTARS. En base a aquest resultat podem relacionar aquesta component amb la precocitat del creixement. Valors baixos d'aquesta component indiquen un creixement ràpid durant les primeres fases i més lent posteriorment, fet que es reflexa en una major precocitat en l'emergència de les plomes i en l'assoliment també precoç dels punts d'inflexió (punts de màxima taxa de creixement). Aquesta

TAULA 29. Resultat de l'anàlisi de components principals sobre la matriu de dades de creixement. Solament s'indiquen les correlacions significatives.

	FACTOR I	FACTOR II	FACTOR III	FACTOR IV
TE7	0.939 ***	-	-	-
TECUA	0.907 ***	-	-	-
TINETARS	0.876 ***	-	-	-0.317 ***
TINEPES	0.874 ***	-0.337 ***	-	-
TRPES	-	0.898 ***	-	0.274 ***
TINPPES	0.432 ***	-0.859 ***	-	-
TAPES	-	0.676 ***	0.437 ***	-
TP7	-	-	0.886 ***	-
TPCUA	-	-	0.837 ***	-
TATARS	-	-	0.527 ***	0.271 ***
TRTARS	0.399 ***	-	-	0.837 ***
TINPTARS	0.563 ***	-0.236 ***	-	-0.731 ***
% variança	35.5	20.5	17.2	9.9
% acum. variança	35.5	56.0	73.2	83.1

major precocitat es correlaciona, si bé que dèbilment, amb una major velocitat global de creixement del tars (valors baixos de TRTARS). La segona component de l'anàlisi es correlaciona positivament amb les variables TRPES i TAPES, i negativament amb TINPPES. Així doncs, valors elevats d'aquesta variable indiquen un enlentiment general del creixement ponderal associat a un major pes asimptòtic, i una disminució del percentatge de l'assimptota i en l'edat en que s'assoleix el punt d'inflexió del pes. Aquesta component, doncs, resumeix les característiques bàsiques del creixement ponderal, molt lligades a la mida final i a la forma de la corba de creixement. Valors més elevats d'aquesta component indiquen l'assoliment de valors asimptòtics més alts, associats a un creixement global més lent, però lleugerament més precoç. La tercera component es relaciona principalment amb les variables referents a la velocitat de creixement del plomatge i, en menor mesura amb els nivells asimptòtics del pes i del tars. Valors elevats d'aquesta component corresponen a un creixement més ràpid del plomatge i a l'assoliment de mides més grans al final del període d'estada

al niu.

La quarta component es refereix a la velocitat i forma de creixement del tars, de manera que valors elevats d'aquesta component indiquen un enlentiment global del creixement del tars, associat però a l'assoliment de mides més grans.

Aquest resultat indiquen que la major part de la variabilitat observada en el creixement del poll es pot explicar en termes de precocitat del creixement, precocitat que afecta de forma paral·lela totes les estructures corporals (massa, esquelet, plomatge). El creixement ràpid del tars i el pes durant les primeres fases de la vida es relacionen amb la precocitat en l'emergència del plomatge, però aquesta precocitat no condiciona en absolut el resultat final del creixement (les asymptotes assolides). En segon lloc, la component que més variances explica es refereix principalment a les característiques del creixement ponderal dels polls. Nivells asymptòtics elevats comporten un enlentiment global del creixement i al mateix temps canvis substancials en la forma, que es fa més avançada. La tercera component fa referència principalment a la velocitat de creixement del plomatge, que es mostra força independent de les taxes de creixement del pes i del tars, però no dels valors asymptòtics assolits. El fet que la quarta component (que explica un percentatge força baix de la variabilitat total) es relacioni fonamentalment amb la constant de creixement i la forma de creixement del tars indica l'escassa flexibilitat que presenta el creixement d'aquesta estructura. Resulta interessant constatar que les velocitats de creixement de les diferents estructures no es mostren relacionades simultaneament en cap de les quatre components. A partir d'ara cada una d'aquestes components rebrà el nom de FCRE1, FCRE2, FCRE3 i FCRE4 respectivament. De cara a la interpretació ràpida dels resultats que obtindrem en analitzar la variabilitat d'aquestes components i els factors que la causen podem resumir el que hem dit fins ara dient que el creixement serà "millor" com més baixa sigui FCRE1 i més altes FCRE2, FCRE3 i FCRE4.



#### 8.2.4.2. Característiques del creixement dels polls que moren al niu.

No és possible descriure els patrons de creixement dels polls que moren al llarg dels seu desenvolupament per medi del mètode que hem fet servir per la resta de polls. La FIGURA 15 representa, per als polls morts presumiblement per causa de la competència amb els germans, els percentatges de pes, tars i longitud de la setena primària assolits respecte els que els correspondria pel seu sexe i edat al moment de la mort. El primer que ens revela aquesta figura és que tots els polls morts presen un creixement defectuós que es manifesta en el fet que al moment de la mort presenten mides normalment inferiors a les que els pertocaria a la seva edat. L'estructura que més acusa aquest retràs és el pes, que sempre mostra els percentatges més baixos. El tars mostra un retràs important en els polls morts durant la primera setmana de vida, però posteriorment els polls morts mostren mesures de tars superiors al 90% del nivell normal. El creixement de les plomes mostra un fort retràs en el poll mort als 11 dies de vida, és a dir, a l'inici del procés d'emergència. Aquest fet posa de manifest que la inanició afecta principalment el creixement del plomatge retrassant la seva emergència, ja que els polls morts més tardanament mostren retrassos molt poc notables en el desenvolupament del seu plomatge, excepció feta d'un poll cinqué que morí als 28 dies d'edat, però que arrastrava una inanició crònica des del dia de néixer. Aquest resultats indiquen que el tars gaudeix de preferència sobre l'augment de pes des del moment del naixement, probablement perquè el desenvolupament esquelètic és importantíssim de cara a assolir competitivitat dins de la niuada. Si bé al començament el creixement del plomatge pot veure's fortament afectat per la manca d'aliment, si la inanició apareix quan el desenvolupament del plomatge ja es troba a ple ritme, aquesta estructura es veu poc afectada, i és l'increment de pes el que mostra retrassaments més importants.

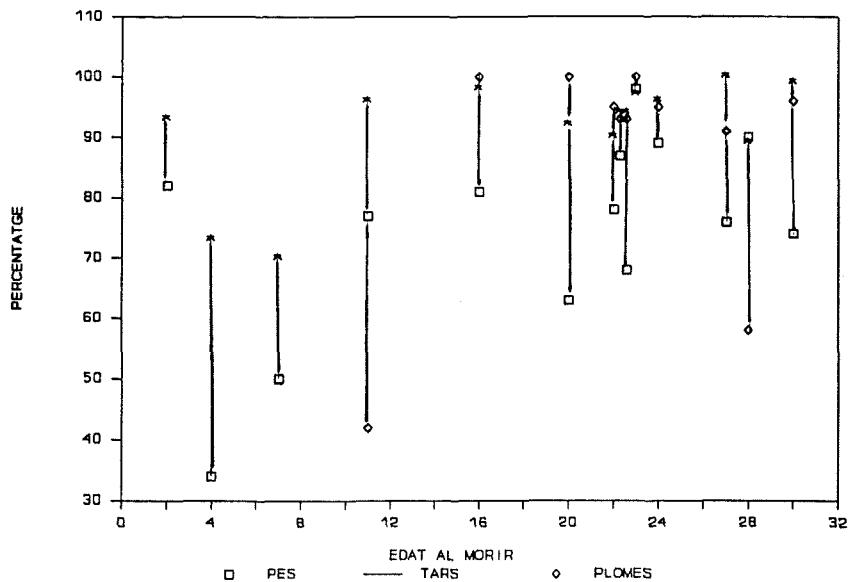


FIGURA 15. Percentatges de desenvolupament somàtic assolits pels polls morts al niu a diferents edats respecte a les mides que els correspondrien en base a l'edat e la mort.

#### 8.2.4.3. Diferències entre parelles.

L'origen de la variabilitat que observem en el creixement dels polls cal buscar-lo tant en diferències entre nidificacions (degudes a variacions ambientals, diferències entre territoris o qualitat dels adults etc.) o bé a variacions dins de la mateixa niuada. L'anàlisi de la varianza dels factors de creixement respecte el factor nidificació ens mostra que la major part de la variabilitat del creixement es pot explicar en termes de variacions entre grups (nidificacions), i tan sols una mínima part és atribuïble a variacions intragrup, és a dir, dins de cada niuada (TAULA 30). Si repetim aquest anàlisi independentment per a cada un dels anys o mides de niuada, s'obtenen resultats similars, si bé no sempre significatius (TAULES 31 i 32).

TAULA 30. Percentatge de variabilitat explicada pel factor "nidificació".

	SUMA QUADRATS ENTRE	SUMA QUADRATS TOTAL	PERCENTATGE ENTRE	SIGNIFICACIO F
FCRE1	64.261	78.000	82.38	p=0.000
FCRE2	62.069	78.000	79.57	p=0.000
FCRE3	59.718	78.000	76.56	p=0.000
FCRE4	36.237	78.000	46.45	P=0.194

TAULA 31. Percentatge de variació explicat pel factor nidificació en els diferents anys d'estudi.

	G.LL.	FCRE1	FCRE2	FCRE3	FCRE4
1987	20	85.73 **	87.43 **	83.43 **	68.33 *
1988	39	68.89 **	83.67 **	63.46 **	35.62
1989	7	79.42 **	62.88	81.17 **	37.82

TAULA 32. Percentatge de variació explicat pel factor nidificació, separatament per a cada mida de niuada, utilitzant únicament les nidificacions en que no es produeix reducció de niuada.

	G.LL.	FCRE1	FCRE2	FCRE3	FCRE4
2 polls	7	38.57	68.74	89.98 **	61.55
3 polls	26	81.86 **	69.81 **	75.84 **	27.29
4 polls	11	35.40	94.69 **	23.05	5.77

#### 8.2.4.4. Variacions interanuals del creixement.

Abans de procedir a analitzar la incidència de diversos factors ambientals o intraespecífics en els patrons de creixement cal considerar si les mostres procedents de cada un dels tres anys d'estudi són o no són equivalents (TAULA 33). A nivell global trobem que l'any 1988 es dona un descens estadísticament significatiu en els valors de FCRE1, és a dir, una major precocitat general en el creixement, en relació als altres dos anys. L'any 1987, en canvi, presenta valors de FCRE3 significativament més elevats que 1988 i 1989, però aquesta tendència desapareix quan es considera cada un dels sexes separatament. Quan s'analitza per separat cada un dels dos sexes, trobem que en tots dos casos l'efecte any es fa sentir sobre les

components FCRE1 i FCRE2. En el primer cas es produeix en tots dos sexes una major precocitat l'any 1988 en relació als altres dos anys. En el segon cas, els mascles presenten un millor creixement ponderal l'any 1987 que el 1988 i 1989, mentre que en les femelles el que s'observa és una millora del creixement ponderal l'any 1989 en relació als dos anys anteriors.

TAULA 33. Diferències interanuals en el creixement. Per a cada component del creixement s'indica el valor mig  $\pm$  la desviació típica. També s'indiquen, entre parèntesi, la mida de les mostres.

	1987 (21)	1988 (40)	1989 (18)	ANOVA
<b>MASCLE (39)</b>				
FCRE1	0.4929 $\pm$ 0.74	-0.6377 $\pm$ 0.68	0.6065 $\pm$ 1.22	p=0.0006
FCRE2	0.7888 $\pm$ 1.11	-0.3786 $\pm$ 0.65	-0.1847 $\pm$ 1.56	p=0.0079
FCRE3	0.4915 $\pm$ 0.75	-0.1376 $\pm$ 0.99	-0.3996 $\pm$ 1.20	n.s.
FCRE4	-0.0336 $\pm$ 0.96	-0.0497 $\pm$ 1.07	0.1249 $\pm$ 0.89	n.s.
<b>FEMELLA (40)</b>				
FCRE1	0.4784 $\pm$ 0.93	-0.3428 $\pm$ 0.79	0.3434 $\pm$ 1.24	p=0.0443
FCRE2	-0.4175 $\pm$ 0.86	-0.1427 $\pm$ 0.83	0.9124 $\pm$ 0.97	p=0.0060
FCRE3	0.6343 $\pm$ 1.09	-0.1376 $\pm$ 0.99	-0.4209 $\pm$ 0.87	n.s.
FCRE4	0.3208 $\pm$ 1.18	-0.1835 $\pm$ 1.00	0.1056 $\pm$ 0.93	n.s.
<b>GLOBAL (79)</b>				
FCRE1	0.4860 $\pm$ 0.82	-0.4755 $\pm$ 0.75	0.4896 $\pm$ 1.20	p=0.0000
FCRE2	0.2144 $\pm$ 1.16	-0.2488 $\pm$ 0.75	0.3029 $\pm$ 1.18	n.s.
FCRE3	0.5595 $\pm$ 0.91	-0.1097 $\pm$ 0.92	-0.4090 $\pm$ 1.04	p=0.0052
FCRE4	0.1352 $\pm$ 1.06	-0.1233 $\pm$ 1.02	0.1163 $\pm$ 0.89	n.s.

#### 8.2.4.5. La mida dels ous i el creixement.

Considerant els tres anys d'estudi conjuntament no es detecta correlació estadísticament significativa entre el volum dels ous i els valors de cada una de les quatre components del creixement. Quan es repeteix l'anàlisi independentment per a cada un dels anys, es detecta correlació estadísticament significativa del volum dels ous amb FCRE1 ( $r=-0.6848$ ;  $N=12$ ;  $p<0.05$ ) i FCRE3 ( $r=0.6759$ ;  $N=12$ ;  $p<0.05$ ) l'any 1989, però no el 1987 ni el 1988. Sembla doncs que l'efecte de la mida dels ous sobre el creixement solament es fa palès els anys més desfavorables i es tradueix en una major precocitat dels polls provinents d'ous més grans,

juntament amb una major velocitat de creixement del plomatge i, en menor grau, l'assoliment de nivells asimptòtics més elevats. Tota manera, quan es repeteix l'anàlisi separant els polls en base a l'ordre de naixement, llavors el volum de l'ou no afecta els paràmetres de creixement, ni globalment ni per a cada un dels anys considerats separadament.

#### 8.2.4.6. La mida inicial dels polls i el creixement.

Utilitzant únicament aquells polls en que es coneixien directament les mides inicials al dia del naixement, s'ha realitzat una sèrie de correlacions entre els factors de creixement i les variables IPES i ITARS. Considerant tots els polls conjuntament s'observa una correlació estadísticament significativa entre FCRE1 i el pes inicial ( $r=-0.5754$ ;  $N=40$ ;  $p<0.00$ ) i el tars inicial ( $r=-0.3849$ ;  $N=40$ ;  $p<0.05$ ). Dimensions superiors al néixer determinen doncs una major precocitat en el creixement. Si es consideren separadament cada un dels anys observem que IPES únicament incideix sobre FCRE1 l'any 1989 ( $r=-0.7174$ ;  $N=11$ ;  $p=0.013$ ). La mida inicial del tars, en canvi, no afecta FCRE1 ni l'any 1987 ni 1989, sinó únicament l'any 1988 ( $r=-0.5741$ ;  $N=18$ ;  $p=0.013$ ) i, a més, incideix sobre FCRE2 l'any 1987 ( $r=0.5766$ ;  $N=12$ ;  $p=0.05$ ). Com en el cas de l'ou, el pes inicial solament sembla tenir importància de cara al creixement en anys dolents. En aquests casos el fet de disposar d'una reserva vitelina més gran sembla garantir una major precocitat en el creixement. La mida inicial més gran del tars sembla ser un factor avantatjós els anys més bons amb mides de niuada més grans, potser perquè confereix una major competitivitat inicial, o potser perquè únicament en anys bons la mida inicial més gran és un bon indicador de la mida potencialment (genèticament) assolible.

### 8.2.4.7. La fenologia reproductora i el creixement.

La TAULA 34 mostra la variació en els paràmetres de creixement en funció de la data de posta. Globalment es detecten diferències estadísticament significatives entre dates de posta en FCRE2 i FCRE3. Igualment, si es tracten els mascles i les femelles per separat s'arriba a conclusions similars (resultats no mostrats). Les dates de posta centrals presenten valors de FCRE2 i FCRE3 més elevats, indicant l'assoliment de valors asimptòtics de pes i tars més alts, així com una major velocitat de creixement del plomatge. Per tal de considerar les diferències interanuals en la data de posta, hem repetit l'anàlisi precedent amb les dates de posta estandaritzades (TAULA 35). Les diferències entre períodes desapareixen.

TAULA 34. Relació entre la data de posta i els paràmetres de creixement.

	N	FCRE1	FCRE2	FCRE3	FCRE4
0 - 7	11	-0.26 ± 0.67	-0.26 ± 0.59	-0.20 ± 0.71	-0.43 ± 1.12
8 -14	15	0.02 ± 0.78	-0.55 ± 0.77	0.22 ± 1.11	-0.16 ± 1.04
15 -21	32	-0.08 ± 0.95	0.49 ± 0.97	0.41 ± 0.68	0.08 ± 0.92
22 - 28	14	0.34 ± 1.3	0.25 ± 0.87	-1.01 ± 1.22	0.23 ± 0.87
més de 28	7	0.03 ± 1.25	-1.14 ± 0.83	0.00 ± 0.50	0.18 ± 1.31
ANOVA		N.S.	p=0.000	p=0.000	N.S.

TAULA 35. Relació entre la data de posta estandaritzada i els paràmetres de creixement.

	N	FCRE1	FCRE2	FCRE3	FCRE4
-2	6	0.02 ± 0.77	0.16 ± 0.72	-0.64 ± 0.65	-0.54 ± 0.22
-1	21	-0.05 ± 0.73	0.04 ± 1.06	0.35 ± 0.84	-0.23 ± 1.07
0	24	0.18 ± 1.07	-0.02 ± 0.98	0.12 ± 1.13	0.12 ± 0.97
1	16	0.09 ± 1.10	0.36 ± 0.98	-0.12 ± 0.68	0.30 ± 1.03
2	12	-0.47 ± 1.21	-0.58 ± 0.96	-0.37 ± 1.29	0.03 ± 1.02
ANOVA		p=0.4875	p=0.1715	p=0.1181	p=0.3336

#### 8.2.4.8. La mida de niuada i el creixement.

Considerant únicament aquelles nidificacions en que no es produeix la mort de cap poll al llarg del període d'estada al niu, hem analitzat les diferències existents en els paràmetres de creixement dels polls en niuades de diferent nombre de polls (TAULA 36). Globalment no apareixen diferències estadísticament significatives entre les diverses mides de niuada (2,3 i 4) en els valors de cap de les components. Tampoc s'observa cap tipus d'efecte quan es considera cada sexe separatament, ni tampoc quan es considera l'ordre de naixement dels polls. Si es repeteix l'anàlisi separatament per a cada any l'any 1987 obtenim que les niuades de 4 polls presenten valors de FCRE2 significativament més alts que les niuades de 2 i 3 polls (ANOVA;  $p=0.0015$ , 15 g.ll.). Similarment, l'any 1989, (en que no es donen niuades de 4 polls), les niuades de 3 polls presenten valors significativament més alts de FCRE2 que les niuades de 2 polls. L'efecte de la mida de niuada sembla doncs ser negligible els anys més bons (1988), però els altres anys les niuades que es troben al límit superior presenten un creixement ponderal millor que les niuades més petites.

TAULA 36. Valors dels factors de creixement en funció de l'any i la mida de niuada. (mitja  $\pm$  desviació típica).

	FCRE1	FCRE2	FCRE3	FCRE4
1987				
2 polls (N=6)	0.70 $\pm$ 0.61	-0.19 $\pm$ 0.88	0.88 $\pm$ 1.31	0.57 $\pm$ 0.99
3 polls (N=6)	0.71 $\pm$ 0.73	-0.11 $\pm$ 0.64	0.31 $\pm$ 0.98	-0.61 $\pm$ 0.69
4 polls (N=4)	0.27 $\pm$ 0.20	1.73 $\pm$ 0.30	0.41 $\pm$ 0.27	-0.24 $\pm$ 0.73
ANOVA	N.S.	$p=0.0015$	N.S.	N.S.
1988				
3 polls (N=9)	-0.46 $\pm$ 0.65	-0.53 $\pm$ 0.46	0.22 $\pm$ 0.61	-0.31 $\pm$ 1.27
4 polls (N=8)	-0.10 $\pm$ 0.66	-0.70 $\pm$ 0.44	-0.06 $\pm$ 0.51	-0.10 $\pm$ 1.09
ANOVA	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
1989				
2 polls (N=2)	1.27 $\pm$ 1.82	-1.62 $\pm$ 1.73	0.14 $\pm$ 0.04	-0.48 $\pm$ 1.79
3 polls (N=12)	0.55 $\pm$ 1.21	0.65 $\pm$ 0.90	-0.59 $\pm$ 1.15	0.35 $\pm$ 0.83
ANOVA	N.S.	$p=0.0117$	N.S.	N.S.

#### 8.2.4.9. Efecte de l'ordre, l'assincronia de naixement i la reducció de niuada sobre el creixement.

Per tal d'analitzar la importància de l'ordre de naixement sobre els patrons de creixement únicament hem considerat les nidificacions en que no es produeix la mort de cap poll. D'altra banda hem analitzat independentment l'efecte sobre cada una de les mides de niuada, per considerar que no és el mateix, per exemple, ser segon a una niuada de dos polls que a una niuada de quatre. En cap de les mides de niuada es detecten diferències estadísticament significatives en cap de les components del creixement. Tampoc quan es comparen els primers polls contra tots els altres, per a cada mida de niuada per separat o juntament per a totes, s'obtenen diferències estadísticament significatives entre els polls. Si que s'obtenen diferències estadísticament significatives en comparar el creixement dels darrers polls de cada niuada amb la resta, però tant sols en les niuades de 4 polls (ANOVA,  $p=0.0472$ ). En aquestes niuades el darrer poll mostra valors més elevats de FCRE1, és a dir, un retardament en el creixement. Si es realitza una correlació no paramètrica entre l'ordre de naixement i el rang de cada poll dins de la seva niuada respecte cada una de les components del creixement (assignant a cada poll un valor de rang de 1 a 4 en cada una de les components segons si es tracta del poll amb un valor més elevat (rang 1) o més baix (rang 4) de la component), obtenim globalment una correlació positiva estadísticament significativa entre l'ordre de naixement i el rang en la component FCRE3 ( $r_s=0.4848$ ;  $N=47$ ;  $p=0.001$ ). Aixó indica que els polls més joves de les niuades presenten rangs més elevats en la component FCRE3, és a dir, valors més baixos d'aquesta component i, per tant, unes taxes de creixement del plomatge més baixes. Aquest fet s'observa també en les niuades de 2 i 3 polls per separat, mentre que a les niuades de 4 polls s'observa una correlació negativa estadísticament significativa entre el rang respecte FCRE1 i l'ordre de naixement. És a dir, els polls més joves de les niuades de quatre presenten rangs de FCRE1 més baixos o, el que és el mateix, valors de FCRE1 més alts. Per tant, com ja havíem



constatat per medi de l'anàlisi de la variança, en les niuades de quatre polls l'ordre de naixement produeix un retardament del creixement dels darrers polls.

El paper dels nivells d'assincronia sobre el creixement s'ha analitzant seleccionat aquelles nidificacions en que no hi ha reducció en la mida de niuada i classificant-les per mides de niuada i nivells d'assincronia. A la TAULA 37 es presenten els valors dels paràmetres de creixement per a cada una de les combinacions possibles. En segon lloc hem analitzat l'efecte únicament sobre els darrers polls de cada tipus de niuada (TAULA 38).

TAULA 37. Influència del grau d'assincronia (en dies) sobre els factors de creixement. Per a cada mida de niuada (agafant tan sols les reproduccions en que no es produeix reducció de niuada) i nivell d'assincronia s'indica el valor mig i la desviació típica dels paràmetres de creixement, així com la mida de la mostra.

	(N)	FCRE1	FCRE2	FCRE3	FCRE4
2 polls					
0-1	(6)	0.84 ± 1.06	-0.85 ± 1.24	0.72 ± 1.33	0.26 ± 1.40
2-3	(2)	0.84 ± 0.10	0.36 ± 0.25	0.62 ± 0.76	0.44 ± 0.18
		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
3 polls					
0-1	(6)	1.62 ± 0.40	0.68 ± 1.11	-1.36 ± 0.81	0.84 ± 0.85
2-3	(21)	-0.14 ± 0.83	-0.09 ± 0.88	0.23 ± 0.78	-0.35 ± 0.93
		p=0.000	n.s.	p=0.000	p=0.009
4 polls					
2-3	(8)	0.25 ± 0.32	0.37 ± 1.50	0.16 ± 0.49	-0.04 ± 1.08
> 3	(4)	-0.43 ± 0.73	-0.40 ± 0.14	-0.03 ± 0.55	-0.35 ± 0.72
		p=0.041	n.s.	n.s.	n.s.

TAULA 38. Influència del grau d'assincronia sobre el creixement del darrer poll de cada niuada. Per a cada mida de niuada (agafant tan sols les reproduccions en que no es produeix reducció de niuada) i nivell d'assincronia (en dies) s'indica el valor mig i la desviació típica dels paràmetres de creixement del darrer poll, així com la mida de la mostra.

	(N)	FCRE1	FCRE2	FCRE3	FCRE4
3 polls					
0-1	(1)	2.05 ± -	1.49 ± -	-1.07 ± -	1.66 ± -
2-3	(7)	-0.10 ± 0.62	-0.07 ± 0.85	-0.17 ± 0.71	-0.61 ± 0.57
		p=0.018	n.s.	n.s.	p=0.010
4 polls					
2-3	(2)	0.54 ± 0.13	-0.27 ± 1.48	-0.22 ± 0.93	-0.89 ± 0.13
> 3	(1)	0.63 ± -	-0.61 ± -	-0.41 ± -	-0.67 ± -
		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Si bé les mides de mostra són molt reduïdes, els polls de les niuades més assincròniques, tant de 4 com de 3 polls presenten valors de FCRE1 més baixos, és a dir, un creixement més precoç. Això també és cert per l'últim poll en les niuades de tres. En les niuades de tres polls, FCRE3 és més gran i FCRE4 més petit en les niuades més assincròniques. Els polls de les niuades més assincròniques tendeixen a presentar creixements més precoços i ràpids, però assoleixen mides finals més baixes.

Per tal d'esbrinar si la reducció de niuada repercuteix positivament sobre els polls supervivents, hem comparat el creixement dels polls en funció de si la mida de niuada inicial ha experimentat reducció o no. Ni en les niuades inicialment de 3 ni en les de 4 polls hem observat diferències estadísticament significatives entre els paràmetres de creixement dels polls corresponents a niuades amb reducció o sense (niuades de 3, N=38 polls; niuades de 4, N=29 polls). Quan es compara el creixement de polls de niuades originades a partir de la reducció del nombre inicial de polls amb niuades de la mateixa mida final que no han experimentat reducció, no es detecten tampoc diferències entre els polls de les niuades inicialment de 3 (N=27 polls) i les que provenen de niuades de 4 (N=12 polls). Sembla doncs que el creixement dels polls supervivents després de produir-se reducció de niuada es manté dins dels nivells normals.

#### 8.2.4.10. La dieta i el creixement.

Com hem vist a l'apartat 1.3.5., dins de l'àrea d'estudi existeix un gradient en la dieta que és bàsicament determinat pel grau de forestament del territori. És per això que hem comparat les parcel·les típicament forestals, amb una dieta "forestal" amb les parcel·les no forestals, amb una dieta "no forestal". L'anàlisi de la variança no ha permès detectar diferències estadísticament significatives en cap dels factors de creixement (FCRE1, FCRE2, FCRE3 i FCRE4) entre els dos grups de parcel·les així establerts. Aquest fet és esperable atenent a la gran homogeneïtat tròfica

de la població així com a la gran diversitat d'utilització dels recursos disponibles que caracteritza a l'espècie.

Hem realitzat un anàlisi de regressió múltiple entre els percentatges a la dieta dels cinc grups de preses principals (Galliformes, Columbiformes, Còrvids, Túrvids i Lagomorfs) i la diversitat tròfica de cada parella amb els paràmetres de creixement de cada poll. Els resultats obtinguts es mostren a la TAULA 39. FCRE2 i FCRE4 no mostren cap relació amb la composició de la dieta. És a dir, les característiques del creixement del pes i el tars es veuen poc afectades per les característiques tròfiques. Pel que fa a FCRE1, les dietes diverses i riques en túrvids i lagomorfs es relacionen amb un creixement més precoç dels polls. Pel que fa a FCRE3, les dietes riques en Galliformes semblen relacionar-se amb un enlentiment del creixement de les plomes. En tots els casos, les relacions, per bé que significatives, expliquen fraccions molt baixes de la variabilitat observada.

TAULA 39. Correlació múltiple entre els paràmetres de creixement i la composició de la dieta.

---

$$\begin{aligned} \text{FCRE1} &= -0.97 \cdot \text{HTN} - 0.06 \cdot \text{TUR} - 0.036 \cdot \text{LAG} + 4.14; \quad r^2 = 0.29; \quad p = 0.000 \\ \text{FCRE3} &= -0.034 \cdot \text{GAL} + 0.63; \quad r^2 = 0.06; \quad p = 0.034 \end{aligned}$$

---

#### 8.2.4.11. La meteorologia i el creixement.

Per a cada un dels 79 polls dels quals s'ha caracteritzat el creixement, s'ha establert la temperatura màxima mitjana (MAX), temperatura mínima mitjana (MIN), precipitació total (PREC) i nombre de dies de precipitació (NPREC) al llarg del seu període d'estada al niu. Aquestes variables s'han correlacionat per mitjà del coeficient de correlació de Spearman amb cada una de les quatre components del creixement. Quan es consideren tots els

polls conjuntament (N=79), s'observa que tant MAX com MIN es correlacionen negativament amb FCRE3 ( $r_s = -0.2477$ ;  $p=0.028$  i  $r_s = -0.3129$ ;  $p=0.005$ ) i positivament amb FCRE4 ( $r_s = 0.2323$ ;  $p=0.039$  i  $r_s = 0.2447$ ;  $p=0.030$ ). Curiosament, ateses les correlacions existents entre PREC i FCRE3 ( $r_s = 0.2466$ ;  $p= 0.028$ ) i entre NPREC i FCRE1 ( $r_s = -0.3185$ ;  $p= 0.004$ ), la precipitació sembla provocar una millora en el creixement, contràriament al que s'ha observat en altres espècies (HIRALDO et al., 1990; MOSS, 1979), provocant una major precocitat i una acceleració en el creixement del plomatge. Quan es consideren separatament els dos sexes, s'observa que en el cas dels mascles les temperatures no es correlacionen de forma significativa amb cap paràmetre de creixement, però sí que ho fa NPREC que es correlaciona negativament amb FCRE1 ( $r_s = -0.4023$ ;  $p=0.0011$ ) i amb FCRE2 ( $r_s = -0.3685$ ;  $p=0.021$ ). En les femelles, en canvi, MAX es correlaciona de forma significativa amb FCRE2 ( $r_s = 0.3503$ ;  $p=0.027$ ), FCRE3 ( $r_s = -0.3890$ ;  $p= 0.013$ ) i FCRE4 ( $r_s = 0.3181$ ;  $p= 0.045$ ) i MIN es correlaciona també de forma estadísticament significativa amb FCRE2 ( $r_s = 0.3228$ ;  $p= 0.042$ ), FCRE3 ( $r_s = -0.4303$ ;  $p= 0.006$ ) i FCRE4 ( $r_s = 0.3272$ ;  $p=0.039$ ). En les femelles, a més, PREC es correlaciona positivament amb FCRE3 ( $r_s = 0.3177$ ;  $p=0.046$ ).

Sintetitzant el que acabem de dir, les temperatures més elevades durant el període de creixement provoquen una disminució de la velocitat del creixement del plomatge, però una millora general en el creixement ponderal i esquelètic, especialment en el cas de les femelles. L'exposició dels polls a nivells més elevats de pluviositat provoca disminució en el creixement ponderal a favor de la velocitat de creixement de les plomes de vol en els mascles, mentre que a les femelles únicament s'observa l'increment en la velocitat del creixement de les plomes. És a dir, el bon temps, sembla afavorir el creixement corporal sobre el de les plomes, mentre que el mal temps provoca un retràs de creixement corporal i una acceleració del plomatge.

## 8.2.5. Desenvolupament comportamental dels polls.

### 8.2.5.1. Patró general. Diferències entre sexes i entre anys.

Per tal de contrastar la hipòtesi segons la qual el desenvolupament comportamental dels polls pot jugar un paper important en l'equilibri energètic dels polls al llarg del seu creixement, contribuint a alleugerir la competència entre germans o la diferència en els requeriments energètics entre sexes, hem estudiat els patrons de desenvolupament a quatre nivells, a saber, desenvolupament postural, motor, activitat bucal i reacció davant de l'observador (veure material i mètodes). L'estudi del desenvolupament postural i motor ens ha d'informar indirectament sobre el grau de desenvolupament muscular, mentre que l'estudi de l'activitat bucal i de la reacció davant l'observador ens poden informar sobre el desenvolupament psíquic i/o l'estat nutritiu del poll al moment d'efectuar les mesures. Ens ha interessat especialment, atenent al fort dimorfisme sexual de mida que presenta l'astor, la comparació dels patrons de desenvolupament comportamental de mascles i femelles.

Les FIGURES 16, 17, 18 i 19 mostren els patrons de desenvolupament postural i motor dels mascles i les femelles. Durant els primers vuit dies de vida la postura dominant dels polls és ajaguda i posteriorment aquesta dona pas a la posició assentada, que és la dominant fins els 26 dies de vida, moment en que comença a predominar la postura dreta. Si bé els gràfics no representen la proporció real de temps que els polls passen en les diverses posicions, ja que la metodologia no ha estat la observació continuada sinó la presa de dades puntuals, sí que reflexen clarament l'assoliment progressiu d'un més gran control motor i desenvolupament muscular a mesura que el poll creix. La comparació dels patrons de desenvolupament motor de mascles i femelles mostra que no es donen diferències importants fins a partir dels 32 dies d'edat aproximadament, moment en que els mascles comencen a ser capaços de situar-se drets a les branques

de l'arbre, comportament que les femelles no desenvolupen fins alguns dies més tard (36 dies d'edat). Així mateix, els mascles són capaços de volar a partir dels 34 dies i tots ho fan a partir dels 36, mentre que en les femelles els primers vols no apareixen fins als 37 dies d'edat i no és fins als 42 dies que totes han adquirit la capacitat de fer-ho. Les figures posen clarament de manifest que pel que fa al desenvolupament postural (assentat, ajagut, dret) pràcticament no es donen diferències entre els dos sexes. Les diferències intersexuals a nivell motor fan referència a la capacitat dels polls per allunyar-se del niu, ja sigui caminant per les branques o realitzant els primers vols. Si dividim el període de creixement en 4 períodes de 10 dies cada un (de 0 a 39 dies d'edat) i per a cada un d'ells comparem la distribució de postures en mascles i femelles (utilitzant el test de la chi quadrat, amb la correcció de Yates quan els graus de llibertat valen 1, o el test exacte de Fisher per graus de llibertat 1 i freqüències esperades menors de 5) comprovem que no apareixen diferències estadísticament significatives en cap d'ells. Això és així tant si considerem els dos anys globalment com si els considerem separatament. A nivell motor, en canvi, apareixen diferències estadísticament significatives en les distribucions corresponents al període 30 - 39 dies de cada un dels sexes. Aquestes diferències es detecten tant quan es consideren els anys 1988 i 1989 en conjunt (Chi quadrat, 2 g.l.l.=23.65;  $p<0.0000$ ) i també per a cada un d'ells per separat (1988: chi quadrat 2 g.l.l. = 13.35;  $p<0.00126$ ); 1989: chi quadrat 2 g.l.l. = 12.83;  $p=0.00034$ ). Aquestes diferències es poden atribuir al fet que els mascles durant el període considerat són més propensos a caminar per les branques o a emprendre el seu primer vol que no pas les femelles.

Sembla doncs, que la forta diferència de mida que es dona entre els dos sexes no comporta gaire canvis en el desenvolupament postural, que es produeix de forma paral·lela en els dos sexes. Tota manera, la capacitat dels mascles per abandonar el niu es desenvolupa força més d'hora que en les femelles, probablement com a conseqüència de la seva talla inferior.

Pel que fa al desenvolupament de l'activitat bucal la FIGURA 19 mostra que durant els primers dies de vida els polls piulen, comportament que va desapareixen progressivament fins als 18 o 20 dies de vida. El crit d'alarma pot apareixer tant aviat com als 4 o 5 dies de vida, si més no de forma imperfecte, però no és fins als 10 dies de vida que apareix amb regularitat. El crit d'alarma es desenvolupa a edats similars en ambdós sexes, però entre els 26 i els 31 dies d'edat els mascles es mostren més cridaners que les femelles (chi quadrat, 1 g.l.l. = 6.022,  $p=0.0141$ ).

Durant els primers dies de vida, davant la presència de l'observador al moment de prendre les mesures, els polls responen amb indiferència o bé apropant-se piulant i movent les ales en clara actitud de sol.licitar menjar, cas que tinguin gana. La conducta de sol.licitació cap a l'observador desapareix progressivament fins als 10 o 12 dies de vida dels polls i dona pas a un comportament que denota por, entre els 7 i els 24 dies d'edat. Aquesta conducta dona pas, tant bon punt com les capacitats motrius del poll ho permeten, a l'aparició de la postura de defensa, que es presenta a partir dels 10 dies d'edat fins a l'envol. El comportament de fugida, ja sigui a peu grim pant per les branques o volant, apareix a partir dels 32 dies en els mascles i 36 en les femelles. Tan sols es detecten diferències estadísticament significatives entre els dos sexes durant el període 30 - 39 dies (chi quadrat, 2 g.l.l. = 33.361,  $p<0.0000$ ) i són atribuïbles a la major tendència dels mascles a abandonar el niu davant la presència de l'observador durant aquest període (chi quadrat, 1 g.l.l. = 23.373;  $p<0.0000$ ) mentre les femelles adopten més freqüentment la postura de defensa (chi quadrat, 1 g.l.l. = 4.579;  $p= 0.0324$ ) potser degut a que encara no són capaces de fugir.

¿Es donen diferències en el desenvolupament comportamental entre els diferents anys d'estudi? La comparació per a cada un dels sexes per separat entre els patrons de desenvolupament postural dels anys 1988 i 1989, mostra que l'any 1988 ambdós sexes

experimentaren un desenvolupament postural més lent en les parts centrals del creixement. Els mascles durant el període 20 - 29, presenten diferències entre els dos anys (chi quadrat, 1 g.l.l. = 7.227; p=0.0072) degudes a una major permanència en posició assentada l'any 1988 contra una dominància de la postura erguida l'any 1989 durant el mateix període. Pel que fa a les femelles durant els períodes 10 - 19 i 20 - 29 s'observen diferències estadísticament significatives entre els dos anys (chi quadrat, 1 g.l.l. = 17.075; p=0.0000 i chi quadrat, 1 g.l.l. = 4.326; p= 0.0209 respectivament per a cada un dels períodes) causades pel fet que les femelles romangueren més freqüentment ajagudes durant el primer període l'any 1988 que l'any 1989 i més temps assentades que dretes durant l'any 1988 respecte 1989 durant el segon període. Aquest enlentiment del desenvolupament postural l'any 1988 no repercutí, però, en els patrons de desenvolupament motor, que no mostren diferències estadísticament significatives entre els dos anys en cap dels dos sexes. També pel que fa als patrons de resposta davant de l'observador es detecten diferències estadísticament significatives entre els dos anys, però tant sols en les femelles, les quals en el període 10 - 19 i 30 - 39 es mostren més actives i adopten més freqüentment la postura de defensa l'any 1989 que l'any 1988 (chi quadrat, 2 g.l.l. = 9.843; p=0.00728 i chi quadrat, 2 g.l.l. = 13.348; p=0.00126 respectivament per a cada un dels dos períodes). La diferència en el període 30 - 39 és deguda a una major actitud defensiva (chi quadrat, 1 g.l.l. = 10.843; p=0.001) i no pas a un increment en la freqüència de fugida (chi quadrat, 1 g.l.l. = 1.044; p= 0.307). Pel que fa a l'activitat bucal, els mascles es mostraren més silenciosos l'any 1988 que l'any 1989 durant els primers 10 dies de vida (chi quadrat, 1 g.l.l. = 14.48; p=0.000).



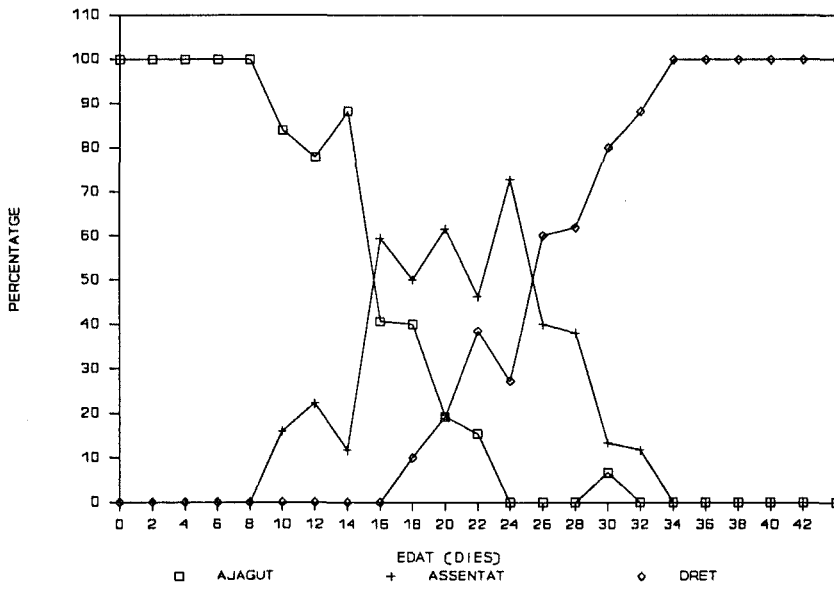
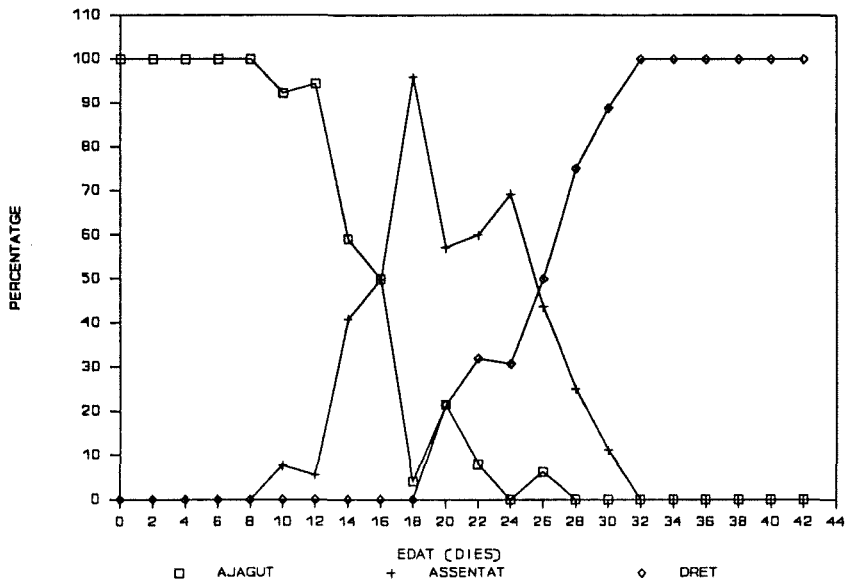


FIGURA 16. Desenvolupament postural dels mascles (a dalt) i de les femelles (a baix).

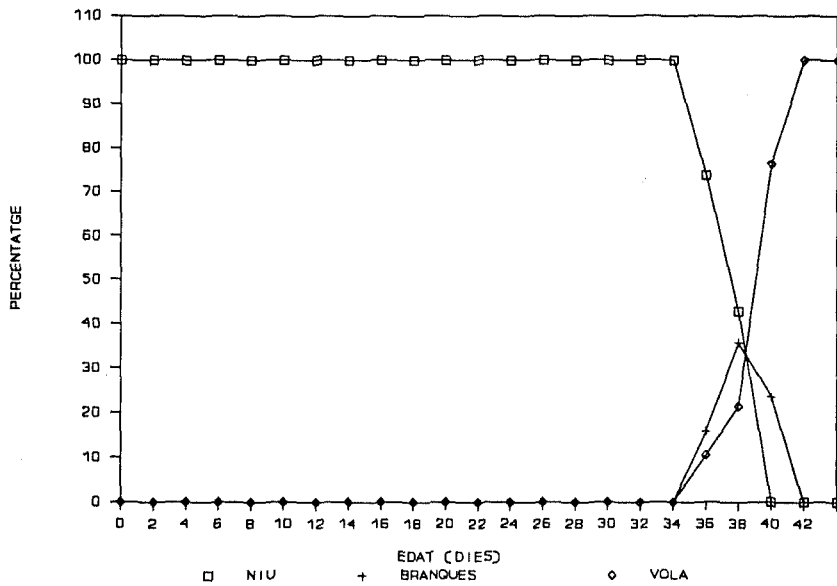
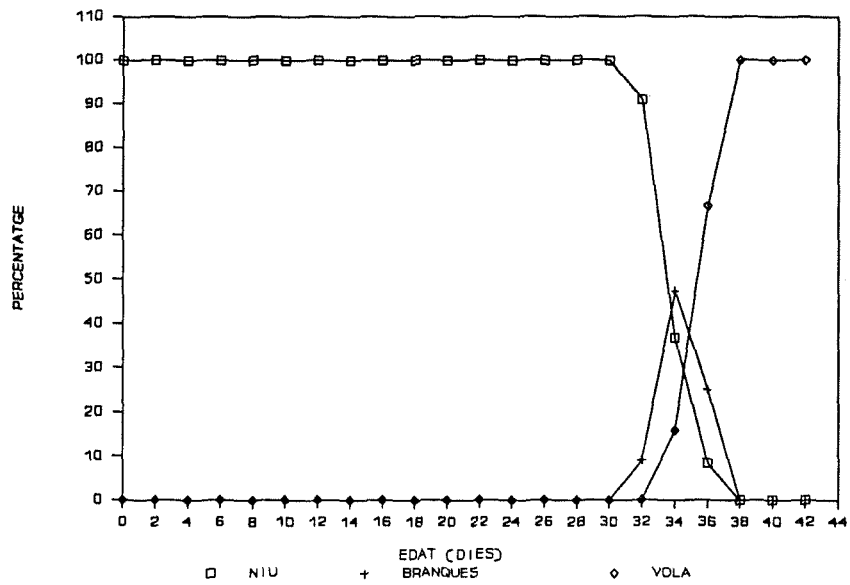


FIGURA 17. Desenvolupament motor dels mascles (a dalt) i de les femelles (a baix).

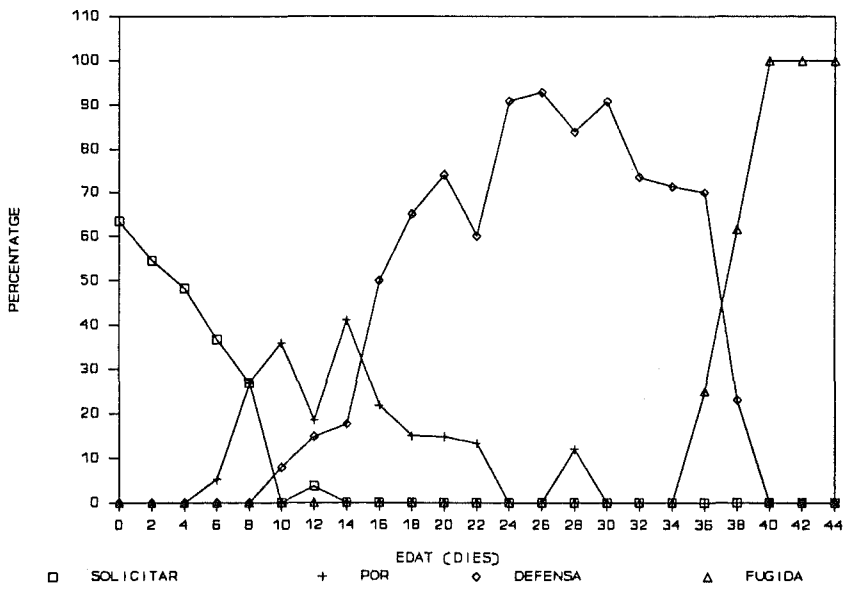
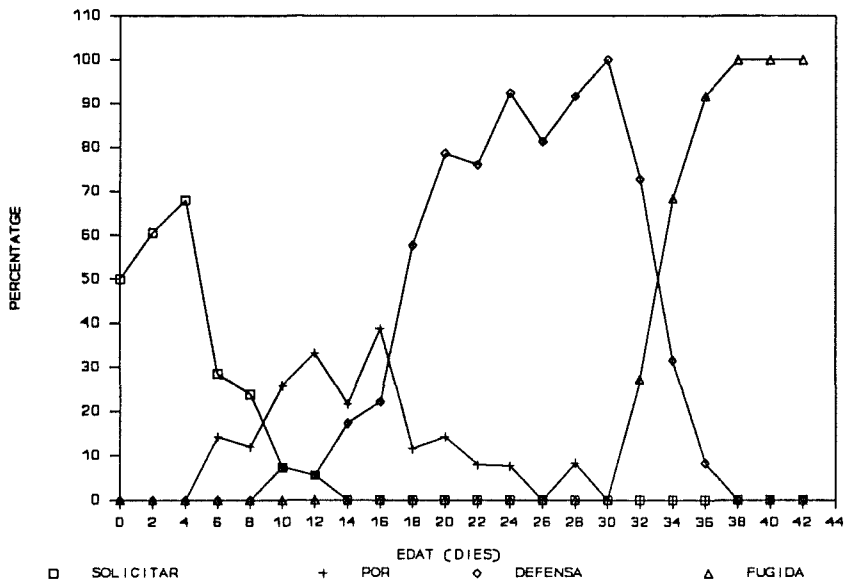


FIGURA 18. Evolució de la reacció davant l'observador al llarg del creixement en mascles (a dalt) i femelles (a baix).

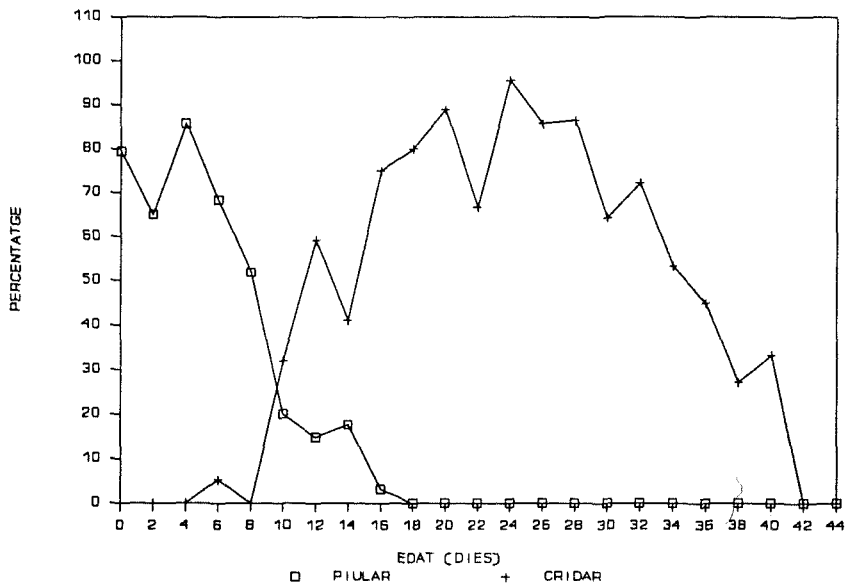
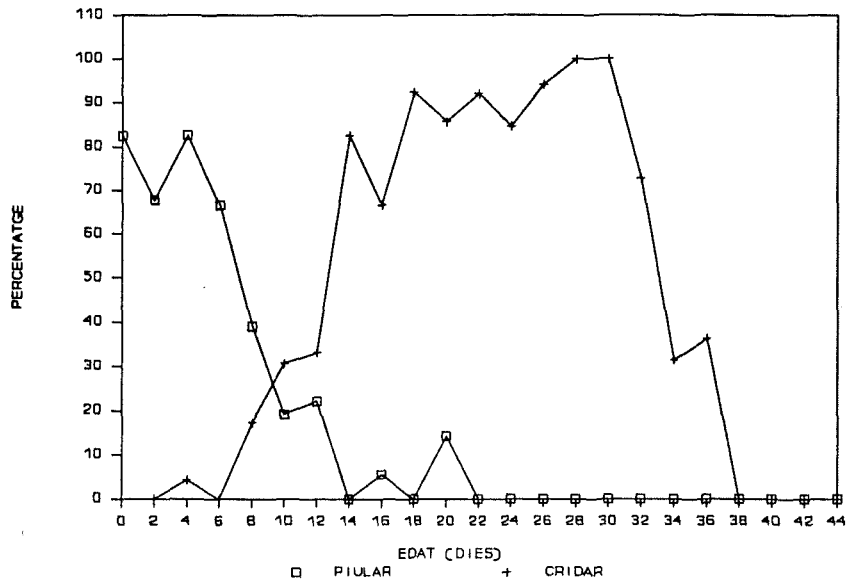


FIGURA 19. Evolució de l'activitat bucal al llarg del creixement en mascles (a dalt) i femelles (a baix).

#### 8.2.5.2. Influència de l'ordre de naixement sobre el desenvolupament comportamental.

Per tal d'esbrinar l'efecte de l'ordre de naixement sobre el desenvolupament comportamental dels polls, aquests s'han agrupat en dos grups: primers polls (polls primers i segons de les niuades) i darrers (polls tercers, quarts i cinquens de les niuades). Per a cada un dels períodes de 10 dies anteriorment definits s'han realitzat test de comparació de freqüències entre els dos grups resultants, separatament per a cada sexe. En les comparacions realitzades a nivell postural, motor o d'activitat bucal únicament s'ha detectat l'existència de diferències estadísticament significatives durant el període 10 - 19 dies, moment en el qual els mascles darrers mostren més freqüentment el comportament de sol.licitud davant l'observador que no pas els mascles primers (test de Fisher,  $p=0.005$ ) els quals es mostren més indiferents o espantats (chi quadrat, 1 g.l.l. = 4.153;  $p=0.042$ ). Durant el mateix període, les femelles darreres tendeixen a ser més piulaires i a romandre més temps ajagudes que les femelles primeres, però totes dues diferències es troben just per sota el límit de significació estadística (chi quadrat 2 g.l.l. = 5.689;  $p=0.0582$  i chi quadrat , 1 g.l.l. = 3.704;  $p=0.0543$  respectivament).

#### 8.2.5.3. Influència de la mida de niuada sobre el desenvolupament comportamental.

Selecció únicament aquelles nidificacions en que no es produeix disminució en el nombre de polls des del naixement fins a l'envol, hem comparat el desenvolupament dels polls entre niuades de 3 i 4 polls. No s'observen diferències estadísticament significatives en cap dels dos sexes pel que fa als patrons de desenvolupament postural, motor, reacció davant l'observador o activitat bucal. Tota manera, les femelles a les niuades de quatre polls mostren certa tendència a presentar un desenvolupament postural més lent que a les niuades de tres.

## 8.2.6. Requeriments energètics dels polls i repartiment del menjar.

### 8.2.6.1. Consum total d'aliment pels polls. Diferències entre sexes.

La quantitat d'aliment que necessita un poll d'astor durant el seu període de creixement al niu ha estat calculada en base a les observacions des d'amagatall realitzades en dos nius l'any 1989 (parelles 4 i 12) i a les realitzades l'any 1987 en un altre niu (parella 4). (Veure Material i mètodes per a la descripció detallada d'aquestes reproduccions).

Les observacions totalitzaren 21982 minuts (366.37 hores) repartits en 53 jornades, al llarg dels quals els adults aportaren als nius 79 preses. Aquestes preses representaven 13403 g capturats, dels quals 9687 g foren aportats al niu i 8754 g foren consumits pels polls.

TAULA 40. Principals característiques dels aportats d'aliment al niu en les 3 parelles observades des d'amagatall. La variable POLLS indica el nº mig de polls presents al niu durant el període d'observació. Els minuts es refereixen sempre a temps d'observació. En la columna 'global' s'expressa la mitjana ponderada de cada un dels paràmetres estimats.

PARELLA-ANY	4-89	12-89	4-87	global
POLLS	2.1	3.00	2.00	-
TEMPS OBSERVACIO (minuts)	8349	11003	2630	-
PRESES/HORA	0.14	0.30	0.11	0.21
GRAMS CONSUMITS/MINUT	0.33	0.56	0.26	0.44
GRAMS CONS/MINUT/POLL	0.15	0.17	0.10	0.15
GRAMS CAPTURATS/PRESA	257	142	138	169

A partir del valor global mig de consum d'aliment, per poll i unitat de temps (0.15 g/minut i poll) i considerant la durada eficaç del dia de 15 hores, podem estimar un consum de 5400 g

de carn per poll al llarg dels 40 dies d'estada al niu. No ha estat possible determinar amb certesa si existeixen diferències en el consum d'aliment dels polls mascles i els polls femelles ja que tan sols en la parella 4-87 el niu contenia un poll de cada sexe, mentre que a les altres dues parelles tots els polls resultaren ser femelles. Tot i això, en els peixaments que fou possible controlar a la parella 4-87 (5 en total), la femella rebé un total de 151 becades i el mascle 146 (chi quadrat, 1 g.l.l. = 0.054; p=0.816). Per tant, durant el període d'observació en aquesta parella no s'observaren diferències en el consum d'aliment per part dels dos sexes, si bé les nostres dades no permeten concloure de forma definitiva que al llarg de tot el seu desenvolupament ambdós sexes requereixin la mateixa quantitat d'aliment, ja que la mostra obtinguda no és prou representativa.

#### 8.2.6.2. Evolució del consum d'aliment al llarg del període d'estada al niu.

Hem mirat d'estimar l'evolució del consum d'aliment per part dels polls al llarg del seu creixement en base a les observacions des d'amagatalls. Tant el nombre d'aports per minut i poll com els grams consumits per minut i poll mostren uns patrons fortament variables al llarg de la reproducció, com es pot veure a les FIGURES 20 i 21, però s'observa en ambdós casos un increment progressiu a mesura que els polls es van fent grans. El consum d'aliment assoleix el seu màxim a la cinquena setmana de vida aproximadament, continua a uns nivells similars a la sisena setmana i, posteriorment experimenta una lleugera disminució en els darrers dies d'estada dels polls al niu (FIGURA 2). Aquesta tendència no assoleix, però, significació estadística, degut a l'extraordinària variabilitat en la freqüència dels aports.

### 8.2.6.3. El repartiment entre els germans.

El repartiment de l'aliment entre els germans de la mateixa niuada l'hem estudiat als dos nius observats des d'amagatall l'any 1989, ja que són els que proporcionen unes observacions més detallades i sistematitzades i, a més, en aquests nius tots els polls eren femelles, amb la qual cosa solament l'ordre de naixement, i no el sexe, serà el responsable del patró de repartiment observat.

Fins aproximadament els 30 dies d'edat els polls són alimentats per la femella, que trosseja les preses i distribueix les becades entre els polls. Tot i això, ja a partir dels 15 dies d'edat els polls són capaços d'esquinçar i menjar les preses per si sols. Ambdós tipus d'alimentació s'alternen a partir de la segona setmana de vida i un dóna pas a l'altre progressivament. Els peixaments per part de la femella s'inicien quan la femella es situa al marge del niu amb una presa entre les urpes i comença a fer-ne trossos i presentar-los als polls. En principi la femella no mostra preferència per cap dels seus fills, però aquest inicien una cursa des del centre del niu fins al lloc on es troba la femella, de manera que el primer que arriba és el primer que menja. La capacitat per guanyar aquesta petita cursa ve determinada en gran mesura per les diferències en el grau de desenvolupament dels polls, les quals, especialment durant els primers dies de vida dels polls, venen determinades principalment per l'ordre de naixement i el grau d'assincronia. Durant aquest peixaments tots els polls solliciten menjar a l'hora, però solament els més ben situats tenen accés al menjar. Quan els polls ja mengen per si sols els episodis d'alimentació s'inicien amb l'arribada de la femella al niu amb una presa a les urpes. Els polls detecten l'arribada del progenitor abans que aquest aterri a la plataforma del niu i es llencen cridant i barallant-se cap al punt d'arribada, arrabassant la presa al progenitor, que sol marxar immediatament. Després de lluites més o menys perllongades un poll aconsegueix fer-se amb el domini de la presa mentre els altres es retiren fins que el primer queda fart o



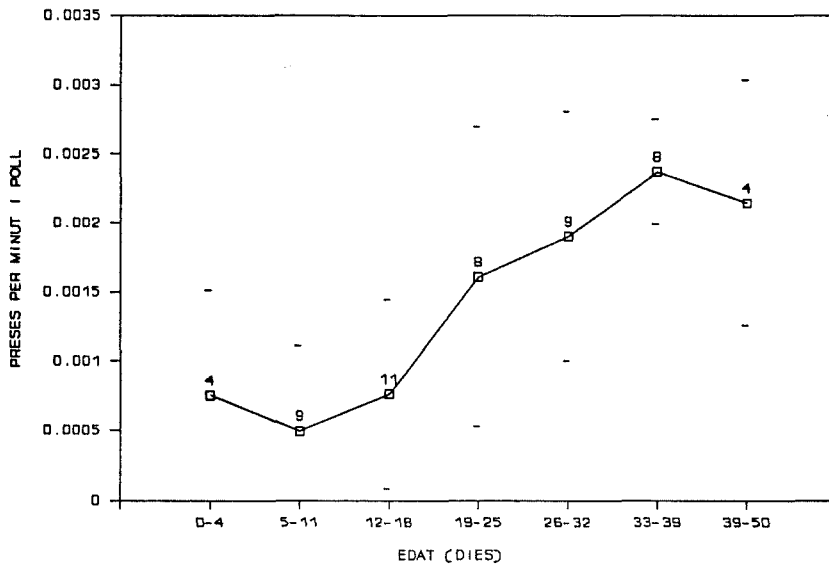


FIGURA 20. Nombre de preses aportades als nius per poll i unitat de temps al llarg del període de permanència dels polls al niu.

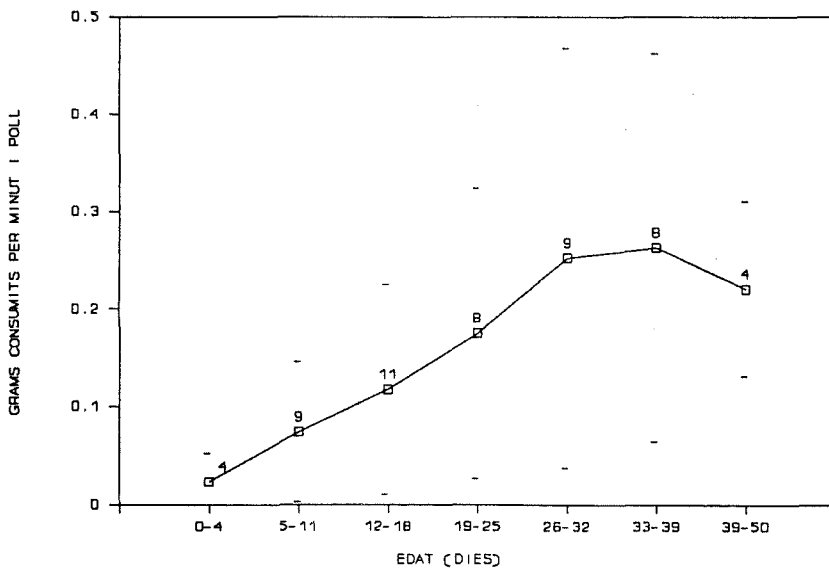


FIGURA 21. Biomassa de carn consumida per cada poll i unitat de temps en diferents moments al llarg del període de permanència al niu.

algun d'ells decideix reiniciar els atacs. Existeixen remarcables diferències en el tipus de repartiment del menjar que es deriva de cada un d'aquest dos tipus d'alimentació (TAULA 41). Quan els polls són alimentats per la mare, tots ells reben menjar en la major part dels peixaments, mentre que en les ocasions en que els polls mengen per si mateixos es produeix majoritàriament una monopolització de l'aliment per part d'un poll. Aquest fet és significatiu tant quan es consideren els dos nius plegats (chi quadrat, 2 g.l.l. = 37.138; p=0.0000) com per a cada un d'ells per separat (chi quadrat, 2 g.l.l. = 28.322; p=0.0000 i Test de Fisher, p=0.016). La monopolització de l'aliment per part d'un sol poll durant els episodis d'alimentació autònoma es produeix, lògicament, pel primer poll que té accés a la presa quan la femella la deixa al niu. Per tant, el fet de ser el primer en situar-se sobre la presa constituirà un clar avantatge, i és per això que sovint es donen fortes baralles entre els germans quan arriben preses al niu. No existeix, però cap tipus de jerarquia relacionada amb l'ordre de naixement pel que fa a l'accés a les preses en els casos d'autoalimentació i, probablement, existeix un mecanisme rotatiu per mitjà del qual, en aports successius, cada un dels polls té accés a les preses en primer lloc i les pot monopolitzar, de tal manera que, al cap i a la fi, quan els polls

TAULA 41. Nombre de peixaments en que reben menjar tots els polls, només un poll, o tots menys un poll en funció de l'edat dels polls i el tipus d'alimentació. Per a cada interval d'edats la primera columna es refereix a l'alimentació per la femella i la segona (en negreta) a l'alimentació autònoma. S'indica la significació del test de la Chi Quadrat per a la comparació entre els dos tipus d'alimentació.

EDAT:	1-10	10-20	20-30	30-40	40-50	TOTAL					
<u>PARELLA 12</u>											
TOTS	-	14	0	4	3	1	7	0	0	19	10
NOMÉS UN	-	0	1	0	4	0	16	0	6	0	27
UN NO	-	2	0	3	1	0	10	0	4	5	15
											p=0.000
<u>PARELLA 4</u>											
TOTS	8	0	5	2	2	4	-	-	-	15	6
NOMÉS UN	0	0	0	1	0	3	-	-	-	0	4
UN NO	2	0	-	-	-	-	-	-	-	2	0

TAULA 42. Número de peixaments en que cada poll és primer. S'indica per a cada interval d'edat la probabilitat associada al test de la Chi Quadrada en els casos en que les freqüències en que cada poll és primer difereixen les unes de les altres.

EDAT:	1-10	10-20	20-30	30-40	40-50	TOTAL
<u>PARELLA 12</u>						
POLL 1	-	10	3	9	3	25
POLL 2	-	6	8	11	5	30
POLL 3	-	1	3	14	2	20
		p=0.02	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<u>PARELLA 4</u>						
POLL 1	5	3	3	-	-	11
POLL 2	5	5	5	-	-	15
POLL 3	1	-	-	-	-	1
	n.s.	n.s.	n.s.			n.s.

ja mengen per sí sols tots acaben menjant el mateix. En cap dels dos nius estudiats la freqüència en que cada poll té accés en primer lloc a les preses en els episodis d'alimentació autònoma difereix significativament de la distribució esperada en cas que tots els polls tinguessin les mateixes probabilitats de ser els primers (chi quadrat, 1 g.l.l. = 0.500; p=0.7788 i chi quadrat, 1 g.l.l. = 0.9000; p=0.3428) (TAULA 42), demostrant-se doncs que, efectivament, quan els polls mengen sols, malgrat la monopolització de les preses, es produeix un mecanisme rotatiu que assegura que tots els polls acabin menjant el mateix. La gana i la freqüència dels aportats serien els factors controladors dels torns. En canvi, en els casos de peixaments realitzats per la femella, l'accés en primer lloc a l'aliment si que sembla clarament relacionat amb la jerarquia imposada per l'ordre de naixement ja que el darrer poll té molt menys probabilitat que els altres de ser el primer en rebre menjar de la mare (chi quadrat, 1 g.l.l. = 10.413; p=0.00125) (TAULA 43). Però, ¿és realment important ser el primer? Per a respondre a aquesta pregunta cal veure amb quina freqüència el primer poll és també el que acaba rebent més aliment, comptabilitzat en nombre de becades rebudes o en temps d'alimentació. A la parella 12, existeix una clara relació entre ser el primer poll en rebre menjar i rebre'n més, tant en

l'alimentació per la femella (chi quadrat, 1 g.l.l. = 9.106; p=0.00254) com en l'alimentació autònoma (chi quadrat, 1 g.l.l. = 33.71; p=0.0000) (TAULA 43). En canvi, en la parella 4 aquesta tendència no és significativa per a cap dels dos tipus d'alimentació. En la parella 12, doncs es produeix una competència directa per l'aliment que no té lloc a la parella

TAULA 43. Número de peixaments en que cada poll és primer en funció del tipus d'alimentació (FEMELLA o AUTONOMA), i nombre d'ocasions en que, a més de ser primer, reb més menjar que els altres. A la darrera columna es mostra la significació de la prova Chi Quadrat per a la comparació de les freqüències en que cada poll és primer. Els nivells de significació que apareixen a les files indiquen es refereixen a l'associació entre "ser el primer" i "rebre més menjar".

	POLL 1	POLL 2	POLL3	
<u>PARELLA 12</u>				
FEMELLA				
PRIMER EN MENJAR	9	11	2	p=0.04
REB MES MENJAR	9	6	1	-
	p=0.00	n.s.	n.s.	
AUTONOMA				
PRIMER EN MENJAR	15	19	18	p=0.78
REB MES MENJAR	15	15	12	-
	p=0.00	p=0.00	p=0.02	
<u>PARELLA 4</u>				
FEMELLA				
PRIMER EN MENJAR	5	3	1	p=0.05
REB MES MENJAR	2	3	0	-
	n.s.	n.s.	n.s.	
AUTONOMA				
PRIMER EN MENJAR	3	7	-	p=0.34
REB MES MENJAR	1	2	-	-
	n.s.	n.s.	-	

4. Segurament aquest fet es relaciona amb el nombre de polls que és de 2 a la parella 4 (després de la mort precoç del poll tercer) i 3 a la parella 12. Tota manera, la quantitat d'aliment consumit per minut i poll és similar en els dos casos (TAULA 40) i no sembla existir una disminució en l'aliment rebut en els polls de la parella 12.

D'altra banda, el fenòmen de la jerarquitització relacionat amb l'ordre de naixement també s'aprecia quan analitzem la freqüència amb que cada poll es queda sense menjar en un peixament (TAULA 44). Quan els polls són alimentats per la femella el primer poll mai resta sense menjar, però sí que ho fan el segon i el tercer. Quan l'aliment és consumit pels polls per sí sols no hi ha diferència en la freqüència amb que cada poll es queda sense menjar. A més, la freqüència amb que cada poll reb més menjar que els altres és favorable als primers polls tant sols fins als 20 dies en la parella 12 i fins als 10 a la parella 4 (TAULA 45).

TAULA 44. Nombre d'ocasions en que cada poll es queda sense menjar en un peixament en funció del tipus d'alimentació.

		FEMELLA		AUTONOMA	
		12	4	12	4
POLL	1	0	0	23	2
POLL	2	4	0	19	1
POLL	3	1	3	23	-

TAULA 45. Nombre de peixaments en que cada poll reb més menjar que els altres (en cas d'empat es conta dues vegades) en funció de l'edat dels polls.

EDAT:		1-10	10-20	20-30	30-40	40-50	TOTAL
<u>PARELLA 12</u>							
POLL	1	-	10	7	12	4	33
POLL	2	-	6	4	11	5	26
POLL	3	-	1	3	11	2	17
			p=0.02	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<u>PARELLA 4</u>							
POLL	1	9	5	3	-	-	17
POLL	2	3	3	5	-	-	11
POLL	3	0	-	-	-	-	0
		p=0.000	n.s.	n.s.			n.s.

La quantitat total d'aliment rebuda pels polls al llarg del període d'observació és dependent de la jerarquia del poll (TAULA

46). En la parella 4 durant els dies en que convisqueren 3 polls al niu el primer poll rebé més becaades que el segon (chi quadrat, 1 g.ll. = 22.266; p= 0.0000) i el tercer moltes menys que els altres dos (chi quadrat, 2 g.ll. =224.5; p= 0.0000). Posteriorment a la mort del tercer poll (que es produí als 6 dies d'edat) el segon poll rebé més becaades que el primer (chi quadrat, 1 g.ll. = 6.810; p=0.0091), però pel total del temps de convivència junts cap d'aquests dos polls rebé més becaades que l'altre (chi quadrat, 1 g.ll. = 0.639; p=0.4242) ni s'alimentà sol durant més temps (chi quadrat, 1 g.ll. = 0.672, p=0.4123). Per tant, en aquest niu, es va produir l'eliminació selectiva del tercer poll com a conseqüència segurament d'un repartiment no equitatiu del menjar en els primers dies de vida dels polls durant els quals l'ordre de naixement sembla determinar en gran mesura la jerarquia alimentària. Posteriorment a la mort del tercer poll la jerarquia en els peixaments s'invertí a favor del segon poll, de manera que aquest va poder recuperar-se. D'aquesta forma, en els episodis d'autoalimentació ja no és possible distingir cap tipus de jerarquia entre els dos polls. Finalment, com hem vist, la quantitat total d'aliment rebuda per aquests dos polls fou similar. En canvi, en la parella 12, es donen clares diferències en la quantitat total d'aliment rebuda per cada un dels tres polls fins als 50 dies, tant en els peixaments per la femella (chi quadrat, 2 g.ll. = 11.662; p=0.0029) com en l'autoalimentació (chi quadrat, 2 g.ll. = 49.74; p=0.0000). Si partim de la hipòtesi segons la qual cada poll hauria d'ingerir una tercera part de l'aliment consumit, podem atribuir les diferències observades en el primer cas a un menor consum per part del tercer poll, mentre que en el segon cas el que es produeix és una dominància del segon poll sobre el primer. Analitzant aquestes diferències per períodes podem veure com entre els 10 i 20 dies de vida els dos primers polls consumiren un nombre similar de becaades, però el tercer en consumí un nombre sensiblement inferior (chi quadrat, 2 g.ll. = 12.368; p= 0.00206). Entre els 21 i els 30 dies la jerarquització pel que fa als peixaments per part de la femella s'accentua encara més (chi quadrat, 2 g.ll. = 24.8; p= 0.0000). La competència a aquest

nivell s'estableix entre el primer i el darrer poll de forma que el darrer poll reb moltes menys becades de les que li correspondrien i el primer força més. En canvi, pel que fa a l'aliment ingerit pels polls de

TAULA 46. Quantitat d'aliment rebuda per cada poll. Durant els peixaments realitzat per la femella, s'ha mesurat en nombre de becades. Durant els peixaments autònoms, s'ha mesurat en minuts. Per a cada període d'edat s'indica en la primera columna el nombre de becades rebudes i en la segona columna (en negreta) els minuts de peixament autònom. Sota cada columna s'indica el nivell de significació per a la prova Chi Quadrat.

EDAT:	1-10	10-20	20-30	30-40	40-50	TOTAL
<u>PARELLA 12</u>						
POLL 1	-	256	75 13.5	93 257	89	424 359
POLL 2	-	248	61 20.0	102 390	114	411 524
POLL 3	-	187	25 30.0	122 281	30	334 341
		**	** **	n.s. **	**	** **
<u>PARELLA 4</u>						
POLL 1	528	368 25.5	137 59	-		1033 84.5
POLL 2	430	456 22.0	110 74	-		996 96.0
POLL 3	92					
	**	** n.s.	n.s. n.s.			n.s. n.s.

forma autònoma, la tendència sembla ser inversa (chi quadrat, 2 g.l.l. = 6.583; p=0.0372) de manera que el tercer poll compensaria el menor nombre de becades que reb de la mare per mitjà d'un major temps de consum autònom. En el període 30-40 dies la importància relativa dels peixaments per part de la femella és mínima. El tercer poll consumeix la part que li correspon però, en canvi, el segon en consumeix més a costa del primer. La competència sembla establir-se entre els dos primers polls, nascuts amb molt poques hores de diferència, de manera que el segon poll aconsegueix ingerir més aliment que el primer. En el darrer període, el desavantatge del tercer poll s'accentua encara més. Curiosament, malgrat les diferències observades en la quantitat d'aliment ingerit, no s'observaren diferències en el creixement de tots tres polls. La FIGURA 22 mostra el creixement

del tars dels polls a tall d'exemple, però els paràmetres de creixement de les altres estructures (pes, plomes) no delaten pas que el tercer poll experimenti un creixement més endarrerit ni arribi a nivells asimptòtics més baixos. La diferència d'edat de tan sols un dia entre els dos primers polls i el tercer no justificaria la diferència en les quantitats ingerides.



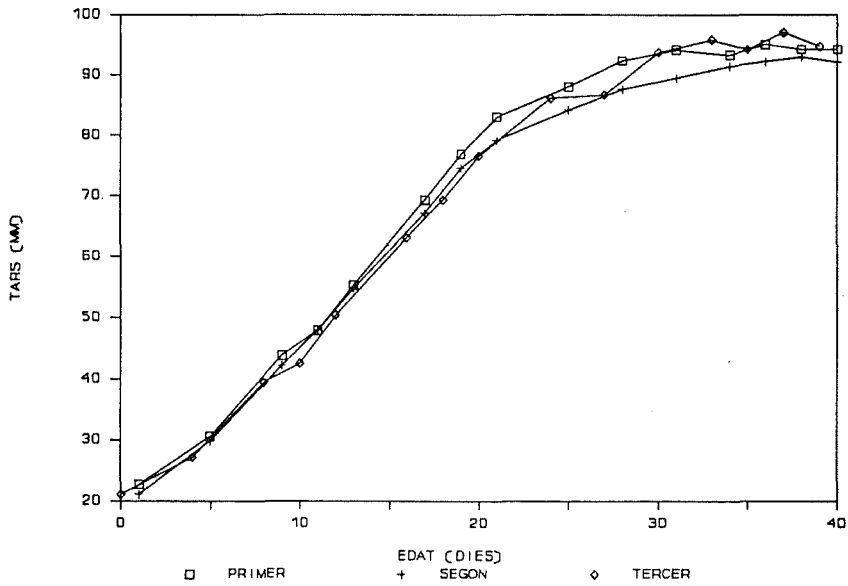
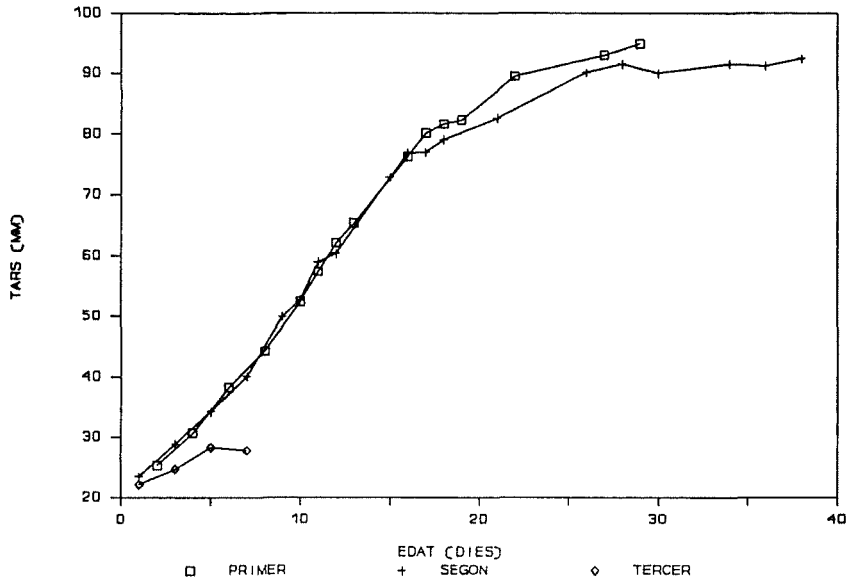


FIGURA 22. Corbes de creixement del tars dels tres polls corresponents a les niuades de les parelles 4 (a dalt) i 12 (a baix). A la parella 4 el poll més petit va morir als 6 dies d'edat, probablement d'inanició. A la parella 12 el poll més gran va morir als 29 dies d'edat en caure del niu per accident.

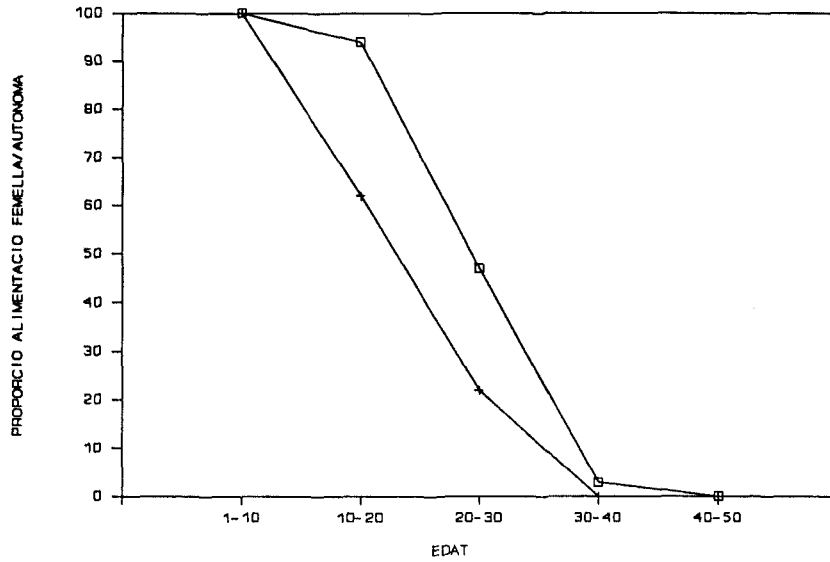


FIGURA 23. Evoluci3 al llarg del per3ode d'estada al niu de la proporci3 entre els peixaments realitzats per la femella i els aut3noms a la parella 12 (o) i a la parella 4 (+) .



### 8.3. Discussió.

El volum mig dels ous dels astors segarrencs es situa en el límit inferior dels valors calculats per a l'espècie a partir de les mides mitjanes donats a GLUTZ et al. (1971) per diverses poblacions europees ( $61 - 50 \text{ cm}^3$ ), fet que es relaciona probablement amb la clina latitudinal en la mida dels exemplars adults, ja que en les aus la mida dels ous mostra una clara relació amb la mida de les femelles (CAMPBELL & LACK, 1985). A desgrat del dimorfisme sexual que presenta l'astor, no hem detectat l'existència de diferències entre els ous que donen lloc a mascles i els que donen lloc a les femelles, de manera que no es produeix un aprovisionament diferencial dels ous corresponents a cada sexe. Aquest és un fet general en totes les aus, si bé MEAD et al. (1987) descriuen un cas de dimorfisme sexual en la mida dels ous. En el cas de l'astor, l'escassa importància de la mida de l'ou sobre el creixement i la mortalitat dels polls en relació a altres factors fan improbable que aquest mecanisme d'aprovisionament diferencial entre sexes hagués arribat a evolucionar cas que existissin les pressions selectives necessàries en tal sentit.

L'anàlisi de la variança ens ha mostrat que la component interindividual en la variabilitat de la mida dels ous dins de la nostra població és força important, com en altres espècies d'ocells (MANNING, 1978; ARNOLD, 1989; BANBURA & ZIELINSKI, 1990), de manera que la major part de la variabilitat en les dimensions dels ous són atribuïbles a diferències entre femelles (d'origen genètic o ambiental). La variabilitat dins de cada posta és molt menys important. També és un fet comú en les aus que les femelles joves ponguin ous més petits que les femelles adultes (SOLER, 1988; CAMPBELL & LACK, 1985), però, tenint present que a la nostra població el percentatge de femelles joves és molt poc important, pensem que aquest factor deu contribuir molt poc a la variabilitat total en les mides dels ous. El volum mig dels ous postos per les femelles joves es troba per sota de la mitja resultant pels ous infertils, si bé entra dins del marge

de variabilitat dels ous viables, molt a prop, però, del límit inferior de viabilitat. Sembla, doncs, que les femelles joves produeixen ous realment de qualitat força inferior als de les femelles normals, per la qual cosa mostren també taxes d'eclosió més baixes que la mitjana de la població. No s'ens acut cap explicació a aquest fenomen que no sigui la imperfeccions en el funcionament de l'aparell reproductiu d'aquestes femelles en el seu primer intent reproductiu. Si bé les femelles joves solament s'incorporen a la fracció reproductora en anys bons des del punt de vista tròfic, favorables a la reproducció, els risc que comporta el fet d'intentar la reproducció (predació p.e.) ha de ser compensat, bé per l'èxit reproductor obtingut (força més baix que el de les femelles adultes), bé per l'adquisició d'experiència de cara a futures reproduccions.

En cap cas s'han detectat diferències interanuals en la mida dels ous. Aquesta sembla ser doncs una característica força conservativa, a desgrat de les diferències interanuals en la disponibilitat d'aliment. Els ajustaments interanuals en la inversió realitzada en els ous es realitzen a través de la mida de posta, ja que qualsevol reducció excessiva en les dimensions dels ous pot comprometre seriosament la seva viabilitat. Efectivament, les dimensions dels ous tenen importància de cara a la seva pròpia viabilitat, com hem pogut comprovar en constatar que els ous infèrils presenten dimensions més reduïdes que els ous fèrtils. A més, la mida de l'ou determina les característiques del poll que neix a partir d'ell. La relació existent entre la mida dels ous i les mesures inicials dels polls ha aparegut en diverses espècies d'ocells (NOLAN & THOMPSON, 1978; HOWE, 1976; SHIFFERLI, 1973; RICKLEFS et al., 1978; VEIGA, 1990; veure revisió a MARTIN, 1987) i segurament es tracta d'una característica general. En el nostre cas, el fet que la relació entre el pes de l'ou i el pes del poll sigui més alta que amb la mida inicial del tars sembla indicar que bàsicament el pes més elevat dels polls nascuts a partir d'ous més grans no es deu tan al fet que tinguin unes dimensions més grans sinó a que posseeixen unes reserves vitel·lines més grans al moment de néixer.

Curiosament, però, la mortalitat durant els primers dies de vida és independent de la mida de l'ou, ja que és bàsicament determinada pels nivells d'assincronia i d'aliment disponible i no pas per la quantitat de reserves vitel·lines del poll. El valor del nostre coeficient de correlació entre la mida de l'ou i el pes del poll al néixer no és tan elevat com s'ha trobat en altres espècies. Les dimensions dels ous, no solament condicionen la mida inicial dels polls, sinó que, en anys desfavorables afecten les característiques del creixement. Per tant, en l'astor resulta avatatzjòs néixer a partir d'ous més grans, ja que això proporciona unes més grans reserves inicials que fan possible, en anys dolents, una millora en el creixement en relació als polls provinents d'ous més petits. Tota manera, l'assincronia i l'ordre de naixement són més importants que el volum de l'ou en la determinació de la mortalitat i creixement dels polls. Això es posa de manifest en comprovar que quan es tenen en compte l'ordre de naixement dels polls, l'efecte de la mida de l'ou sobre el creixement desapareix.

Existeix molt poca variabilitat en la mida dels ous associada a la mida de posta. El volum dels ous s'incrementa lleugerament des de les postes de un ou fins a les postes de 3 i 4 ous, i torna a disminuir a les postes de 5. Malhauradament, la mida de les mostres corresponents a les postes de 1 i 5 ous són massa petites per a poder treure conclusions en relació a aquestes postes (2 postes i 1 posta respectivament), però, en canvi, els ous de les postes dobles es mostren significativament més petits que els de les postes de 3 i 4 ous, especialment l'any 1989, el més pobre a nivell tròfic.. Com hem parlat a la introducció, els recursos disponibles per a la producció dels ous són limitats, de manera que les femelles s'enfronten al problema de produir més ous més petits o menys i més grossos. Donat que la reducció en la mida dels ous té un límit per sota del qual es compromet la seva viabilitat, i pot condicionar negativament el creixement dels polls un cop nascuts, la mida dels ous és una característica molt conservativa, que tan sols es modifica aparentment davant de serioses limitacions tròfiques. Aquest seria el cas de les postes

de 2 ous. Aquestes postes són produïdes per parelles limitades a nivell tròfic i, probablement, aquest fet determina un menor aprovisionament dels ous.

Les dates de posta més extremes presenten mides dels ous més petites. Aquesta afirmació és especialment vàlida per les postes més tardanes i es pot atribuir a la disminució en la condició de les femelles més tardanes, de la mateixa manera que passava amb la mida de posta. Sorprèn que les femelles que ponen més d'hora puguin també ous lleugerament més petits del normal, però la diferència no és estadísticament significativa. En altres espècies (PERRINS, 1970) s'ha atribuït aquest fet a restriccions de caire tròfic a l'inici de la temporada.

En molts ocells la mida dels ous varia al llarg de la seqüència de posta, si bé els patrons observats varien segons les espècies. En el cas de l'astor, el patró de variació en la mida dels ous dins de cada posta és similar en totes les mides de posta i es manté similar tots els anys independentment de la disponibilitat de preses. La principal característica del patró consisteix en la disminució de la mida del darrer ou de cada posta en relació als altres ous, si bé a l'inici de cada posta també es produeix un increment menys aparent en la mida dels ous. Aquest patró de variació també s'ha trobat en diverses aus de presa i en altres grups d'ocells tradicionalment considerats "brood reductionists" (YLIMAUNU & JARVINEN, 1987) i se li ha atribuït un paper facilitador de la reducció de niuada cas que sigui necessari. Hem vist però, que la mida de l'ou no afecta les probabilitats de supervivència dels polls, de manera que aquest patró s'explica millor en base a condicionaments fisiològics en el procés de formació i deposició dels ous (SLAGSVOLD & LIFJELD, 1989) i no sembla tenir cap significat adaptatiu en el nostre cas. En altres espècies d'aus (PARSONS, 1975) les diferències en la mida dels ous semblen tenir una importància força gran en la supervivència dels polls, per sobre de l'assincronia de naixements. En el cas de l'astor, es produeix, en canvi, el fenomen invers, ja que el patró d'eclosió i assincronia sembla ser el factor més important

que determina la mortalitat dels polls, com també s'ha observat en altres espècies d'aus (STOKLAND & AMUNDSEN, 1988).

El patró d'assincronia que presenta l'astor és força regular al llarg dels anys i mides de niuada, i no mostra variacions en funció de la data de posta. L'assincronia s'incrementa progressivament al llarg de la seqüència de naixements i es fa màxima entre els dos últims polls. Aquest fet dóna lloc freqüentment a que a totes les niuades hi hagi un poll marcadament més petit que els altres. L'origen d'aquest patró d'assincronia es troba en el patró d'incubació, la qual no s'iniciaria de forma completa fins al penúltim ou de cada posta. La rigidesa d'aquest patró, que no sembla experimentar canvis en front de les característiques ambientals, sembla indicar que és degut a processos fisiològics profundament arrelats que determinarien simultàneament el final de la posta i l'inici de la incubació (MEAD & MORTON, 1985). Les conseqüències de l'assincronia de naixements són marcades sobre la mortalitat dels polls, però no tan sobre el creixement dels polls. L'assincronia afavoreix el creixement durant les primeres etapes de la vida dels polls, presumiblement perquè assegura l'establiment d'una jerarquia equilibrada i la mort dels polls sobrers. Al final, però, les assincronies elevades semblen determinar l'adquisició de nivells asimptòtics més baixos.

Si bé la taxa d'eclosió global dels ous de la nostra població és relativament baixa, la causa principal no és la inviabilitat (que tan sols afecta el 5 % dels ous) sinó l'abandonament de les postes. Tota manera, el percentatge de inviabilitat podria ser més elevat si tenim present que alguns dels ous que hem considerat perduts per abandonament de la posta, predació o per causa desconeguda, podrien haver-se trencat prèviament degut a la feblesa de la closca per causa de la contaminació per compostos organoclorats (NEWTON, 1979). Desconeixem però la incidència d'aquest fenomen en la nostra població i els nivells de contaminació que apareixen, però l'evolució de la mortalitat dels ous i postes en els darrers anys semblen recolzar la

hipòtesi que el trencament i desaparició de les postes no són deguts a problemes de contaminació.

La mortalitat dels ous no sembla veure's afectada per l'ordre de posta, si bé els ous quarts presenten una major tendència a ser inviubles. Aquesta inviubilitat no es produeix com a resultat de deficiències en la incubació un cop ja han nascut els primers polls, ja que en tal cas els ous inviubles presentarien un elevat percentatge d'embrions grossos, fet que no és així. Sembla ser doncs que la inviubilitat d'aquest ous radica en ells mateixos, bé perquè no han estat fertilitzats o bé perquè presenten alguna deficiència o malformació que provoca la mort de l'embrió en estadis molt incipients. El fet que la major part dels ous inviubles no mostrin cap rastre d'embrió sembla indicar que es tracta d'ous no fecundats.

Centrant-nos en els factors de mortalitat natural dels polls, aquesta sembla força relacionada amb la mida de niuada i l'ordre de naixement. Les niuades més grans estan més exposades a experimentar reducció natural de niuada, a través de la mort selectiva del darrer poll. Cal fer l'excepció de les niuades de 2 polls que mostren un patró de mortalitat atípic, que segurament és reflexe de la incapacitat dels adults de tirar endavant aquestes niuades, les quals fracassen totalment molt més freqüentment que les niuades de 3 ó 4 polls (veure FIGURA 13 del capítol 7). Les causes del fracàs reproductiu més elevat serien l'empobriment exagerat del medi en recursos en els territoris on es donen aquest tipus de niuades o al fet que aquestes niuades de mida reduïda corresponguin a individus inicialment menys dotats per a la reproducció.

Es dona una tendència a que els mascles experimentin una mortalitat més elevada que les femelles, en totes les circumstàncies considerades, si bé en cap cas les diferències són estadísticament significatives. Especialment diferents són les mortalitats dels dos sexes durant la quarta setmana de vida. La mortalitat en altres espècies àltament dimòrfiques es troba



esbiaixada en alguns casos cap el sexe més gran, que es veuria més fortament afectat per les dificultats de trobar menjar (TEATHER & WEATHERHEAD, 1989; RICHTER, 1983), mentre que en altres espècies es produiria el fet contrari a causa de la dominància del sexe més gran. Aquest és el cas més freqüentment descrit en rapinyaires (WIKMAN, 1975; EDWARDS et al. 1988; PICOZZI, 1980), però no sembla ser ni molt menys general en aquest grup d'ocells (NEWTON & MARQUIS, 1979; ROSENFELD et al., 1985). En el capítol 9 es discuteix la possibilitat que l'esbiaixament de la proporció de sexes segons l'ordre de naixements pugui contribuir a evitar una excessiva mortalitat dels mascles a causa de la dominància de les femelles.

El creixement dels polls d'astor no havia estat mai estudiat fins ara de forma quantitativa. Per als astors europeus, KALABER (1984) i FISCHER (1983) donen valors mitjans de diverses mesures corporals de polls d'astor a diverses edats, però sense diferenciar entre sexes. Per a la subespècie americana Accipiter gentilis atricapillus, SCHNELL (1958) descriu el creixement ponderal i el desenvolupament dels polls d'una niuada, però sense abarcar tot el període de creixença.

Un dels principals resultats del present estudi sobre el creixement dels polls d'astor és el fet de constatar que la característica més variable del creixement no és la velocitat, sinó la precocitat i la forma del creixement (veure BRISBIN et al., 1987). Aquest fet coincideix amb la observació de BORTOLOTTI (1984) quan afirma: "...timing of growth events, rather than the rate at which they proceed, was the more important consideration in assessing development". La major part d'estudis relatius a la variabilitat inter i intraespecífica del creixement han tingut en consideració les variacions en les taxes de creixement, però no altres paràmetres que, com hem vist, poden ser molt més importants. En aquest sentit ja hem vist que les diferències intersexuals o derivades de l'ordre de naixement afecten la forma i la precocitat del creixement, però no les taxes de creixement

ni el resultat final.

Les diferències que hem observat en els patrons de creixement de mascles i femelles semblen ser conseqüències alomètriques del dimorfisme sexual existent, i no revelen l'existència de diferències fisiològiques entre els dos sexes a nivell dels mecanismes de creixement. Les diferències bàsiques que hem detectat són coincidents amb les descrites per BORTOLOTTI (1984) en el cas de Haliaeetus leucocephalus. No hem observat, en canvi, que els individus del sexe més gran (les femelles en aquest cas) presentin uns patrons de creixement més variables que els mascles (RICHTER, 1983; TEATHER & WEATHERHEAD, 1989).

Hem constatat també, que la major part de la variabilitat en el creixement s'explica en relació a les diferències existents entre els polls de diferents nidificacions, més que no pas a les diferències existents entre els polls dins d'una mateixa niuada. Aquest fet indica que el creixement es troba sotmès segurament a una forta variabilitat ocasionada per diversos factors ambientals (RICKLEFS, 1983; O'CONNOR, 1984; QUINEY et al., 1986) que afecten les niuades completes, tals com les diferències existents entre anys i territoris o entre progenitors, la mida dels ous (que com hem vist té un fort component de variació entre parelles), la mida de niuada, la fenologia reproductora, la climatologia, la disponibilitat de preses i les característiques de la dieta entre altres. No podem oblidar, però factors genètics que afectarien el creixement dels polls ja abans del naixement (mida de l'ou, per exemple). Sembla doncs, que el creixement dels polls es troba limitat pels factors ambientals i es situa habitualment per sota del valor fisiològicament permès (MARTIN, 1987). Podem afirmar doncs que el creixement dels polls d'astor no es maximitza, com afirmen diversos autors (RICKLEFS, 1969; KONARZEWSKI, 1988), sinó que pot adaptar-se a les condicions ambientals.

La composició de la dieta té un efecte poc marcat sobre el creixement dels polls (contràriament al que s'ha trobat en altres

espècies d'aus, BOAG (1987)) segurament perquè la variabilitat específica de la dieta afecta poc la composició qualitativa en nutrients de la dieta d'un predador carnívor (WESTOBY, 1978), però és destacable el fet que la diversitat tròfica afecti positivament el creixement. En aquest sentit podem reafirmar-nos en la observació que en determinades espècies o condicions la diversitat tròfica elevada no és un índex de pobresa d'oferta de preses al medi sinó, com és el cas de l'astor a la Segarra, tot el contrari.

Contràriament al que s'ha trobat en altres espècies (HIRALDO et al., 1990; SKAGEN, 1987) no hem detectat l'existència d'una disminució progressiva en la bondat del creixement al llarg de l'estació reproductora; nosaltres hem detectat un patró unimodal. El fet que el creixement dels polls d'astor sigui òptim en les parts centrals de l'estació reproductora sembla atribuïble al fet que és durant aquesta fase que les poblacions de passeriformes i altres aus es troben al màxim de producció. Quan les dades de posta s'estandaritzen, la relació observada es debilita i deixa de ser significativa, indicant que a desgrat del que acabem de dir, no es produeix un ajust precís de la data de posta a les condicions imperants cada any en particular. Els polls corresponents al dos darrers períodes són els que mostren una disminució més aparent de la bondat del creixement. No podem relacionar aquest fet amb una disminució acusada amb la disponibilitat de preses, sinó, segurament, amb el fet que aquest polls tardans corresponen a les parelles més inexpertes (NEWTON, 1979).

En general, les variables meteorològiques tenen poca incidència sobre el creixement dels nostres astors.

Si bé en latituds molt més plujoses que les nostres altres autors han determinat que la precipitació enlenteix el creixement dels polls d'esparver Accipiter nisus (MOSS, 1979), en la nostra àrea d'estudi les precipitacions són prou escasses com per no arribar a afectar negativament de forma seriosa el creixement dels polls. D'altra banda, si bé les precipitacions poden afectar l'activitat

cinètica de rapinyaires fortament dependents del vol veler i de remunt com ara els milans (Milvus milvus) (HIRALDO et al. 1990), l'astor no té necessitat d'interrompre la cacera en cas de pluja quan la precipitació no assoleix nivells exageradament alts. A la nostra àrea d'estudi les precipitacions durant els mesos de maig i juny solen ser escasses i de curta durada i no tenen perquè representar un greu handicap per a l'activitat cinètica dels astors. Els mascles semblen ser menys sensibles a les incidències climàtiques, potser perquè la seva mida inferior, juntament amb el desenvolupament precoç de les plomes facilita més aviat el seu aïllament enfront de les inclemències meteorològiques.

L'efecte de la mida de l'ou i del pes inicial dels polls sobre els paràmetres de creixement es tradueixen principalment en la precocitat de creixement, sobretot en anys dolents, però no es veu reflectida en els valors assintòtics assolits al final del creixement. Per tant, aquest factor sembla tenir importància especialment en les primeres fases del creixement, però no posteriorment. Sembla doncs, que la major disponibilitat de reserves durant els primers dies de vida és un fet especialment útil ja que pot permetre a determinats polls assolir un creixement més precoç i situar-se avantatjosament dins la jerarquia de la niuada. En les postes de 3 i 4 ous, el segon és més gran que el primer. Donat que l'assincronia de naixement entre els polls respectius és petita, la diferència en la mida dels ous pot representar un clar avantatge pel segon poll, ja que d'aquesta manera redueix la diferència de mida que el podria separar del primer o, fins i tot, pot superar-lo. Igualment, l'efecte de la mida inicial del tars corrobora la importància del creixement durant els primers dies de vida de cara al posicionament jeràrquic dins de la niuada, especialment en anys bons en que la mida de posta i de niuada inicial són elevades. La desaparició de l'efecte de la mida de l'ou quan es considera l'ordre de naixement dels polls posa de manifest, que aquest darrer factor és el principal de cara a l'establiment de la jerarquia dins de la niuada.

Contràriament al que s'ha observat en altres espècies d'ocells, l'efecte de la mida de niuada sobre el creixement dels polls és despreciable. Sembla doncs que, coincidint amb CAVÉ (1968), MOSS (1979), POOLE (1988), BORTOLOTTI (1989), LANGUY & VANSTEENWEGEN (1989) i LÉGER & McNEIL (1987), MORENO (1987), els adults són capaços d'ajustar els aportats d'aliment d'acord a les necessitats de la niuada (O'CONNOR, 1975) i viceversa. El fet que els anys més desfavorables siguin les niuades més nombroses les que presenten millor creixement indica que el creixement dels polls bé en gran part determinat per la capacitat dels adults, que es veu ja reflexada en la mida de posta inicial. Resultats similars han obtingut VEIGA & HIRALDO (1990) en dues espècies del gènere Milvus. D'acord amb DAWSON (1972) la discrepància entre els diferents estudis en relació a l'efecte de la mida de niuada sembla correspondre's amb el fet que aquestes espècies disposin o no de mecanismes apropiats que permetin realitzar ajustaments en la mida de niuada després de la posta.

Nombrosos autors han constatat l'existència de diferències en el creixement dels polls de rapinyaires en funció de la seva situació dins de la niuada (PICOZZI, 1980; HIRALDO et al., 1990; DONAZAR & CEBALLOS, 1989; MOSS, 1979; KOGA et al., 1989a). A desgrat de les acusades diferències entre els patrons de mortalitat dels polls en funció de l'ordre de naixement, les diferències en els patrons de creixement són mínimes, indicant que la competència entre germans (WERSCHKUL & JACKSON, 1979) sembla exercir un paper poc determinant en l'evolució de les característiques del creixement, que mostra una flexibilitat poc acusada a aquest nivell, com també passa a Falco peregrinus (COURT et al., 1988). Hem vist, en canvi que els patrons de creixement es mostren flexibles davant les variacions en les condicions ambientals. Si bé altres autors han proposat que la flexibilitat en els patrons de creixement podria ser un mecanisme adaptatiu que permetès ajustar la despesa energètica i assegurarés la supervivència del més gran nombre de polls possible de cada niuada (DRENT & DAAN, 1980; O'CONNOR, 1978; HIRALDO et al., 1990; DONAZAR & CEBALLOS, 1989), els nostres resultats recolzen molt

dèbilment aquesta idea. L'elevada mortalitat diferencial dels polls en funció de l'ordre de naixement hauria constituït una forta pressió evolutiva per a situar la taxa de creixement al màxim, ja que, com hem vist la diferència de mida entre polls pot tenir conseqüències fatals, especialment durant els primers dies de vida, però també més endavant. Els nivells relativament elevats de predació a que es troben sotmeses les niuades d'astor haurien contribuït en el mateix sentit (RICKLEFS, 1984). D'altra banda, però, semblen existir mecanismes que contribueixen a allargar al màxim la vida dels polls un cop superada la primera fase crítica de mortalitat. Aquests mecanismes de caire fisiològic (competència entre estructures en creixement que afavoreix les estructures esquelètiques) o comportamentals no tenen perquè tenir un origen adaptatiu de cara a maximitzar l'èxit reproductiu dels adults, ja que en la major part dels casos els polls que hi recorren acaben morint. En tot cas constituïrien un clar exemple de conflicte patern-filial en que el poll intenta sobreviure al màxim a costa dels recursos dels pares destinats als germans (O'CONNOR, 1978). L'existència d'aquest conflicte entre estructures es posa de manifest en analitzar els patrons de creixement dels polls morts al niu sense assolir l'edat de l'envol. La prioritat de les estructures esquelètiques és ben aparent, mentre que l'increment de massa corporal és la variable que queda a segon terme. El desenvolupament de les plomes de vol sembla prioritari un cop iniciat, però pot experimentar retardaments en funció del moment en que es produeixi l'estres alimentari. PICOZZI (1980), MOSS (1979), VEIGA (1982), DONAZAR & CEBALLOS (1989), HIRALDO et al. (1990) han constatat el mateix fenomen en altres rapinyaires. També el fet que les velocitats de creixement de les plomes de vol es mostrin independents de les característiques de creixement ponderal i esquelètic confirma la preferència de les estructures de vol un cop han començat a formar-se.

Contràriament al que ha estat trobat en altres espècies de rapinyaires (MOSS, 1979), però coincidint amb BORTOLOTTI (1984), la diferència principal entre els polls primers i darrers de les

niuades no es donen en la taxa de creixement sinó que es produeixen pel que fa al retardament del creixement del pes i el tars i, molt especialment del plomatge, tant a través d'un retardament en la data d'emergència de les plomes com per una reducció en la velocitat de creixement. Sembla, doncs, que els petits ajustaments del creixement en els polls darrers consisteixen bàsicament en posposar el creixement general, de manera que es redueix el solapament amb els pics de demanda energètica dels polls més grans, i en allargar el període de creixença (enlentiment i retràs del creixement de les plomes). Els valors asimptòtics finals assolits pels diferents polls no es veuen alterats per l'ordre de naixement, com tampoc les taxes de creixement globals. Si, com a estat observat en altres aus (RICHNER et al., 1989; PERRINS, 1965) el pes i mida asimptòtica dels polls al moment de l'envol tenen alguna incidència en la supervivència, l'estratègia de creixement de l'astor resultaria ser la més adequada per a garantir que el màxim nombre de polls arribin a l'edat adulta. Si, pel contrari, el pes assiptòtic no afecta la supervivència posterior, com s'ha trobat en Accipiter nisus (NEWTON & MOSS, 1986) aquest fenomen no tindria més que un significat circumstancial.

Els nivells d'assincronia semblen determinar en gran mesura les probabilitats de supervivència del darrer poll, especialment en les niuades de 4 polls. Però en aquells nius en que no es produeix la mort de cap poll, les niuades assincròniques presenten creixements més avançats i ràpids, inclús en el cas dels darrers polls, si bé les dimensions finals del tars es veuen reduïdes.

Existeixen molt pocs estudis que tinguin en consideració els patrons de desenvolupament comportamental dels polls de les aus tant a nivell merament descriptius com en relació a la variabilitat inter i intraespecífica. Diversos autors han considerat que les diferències en els patrons de desenvolupament postural i motor poden contribuir a reduir les diferències en els requeriments energètics en aus dimòrfiques (NEWTON & MARQUIS,

1979; COLLOPY, 1980; RICHTER, 1983). De la mateixa manera, la flexibilitat en el desenvolupament postural i motor podria constituir un mecanisme força senzill d'estalvi energètic que permetria el manteniment dels patrons de creixement invariables independentment de les mides de niuada i l'ordre de naixement. Els resultats que hem obtingut indiquen que les diferències en els patrons de desenvolupament conductual entre mascles i femelles són mínimes i afecten únicament la durada de la permanència al niu. A nivell postural no es donen diferències entre sexes, de forma que podem concloure que el desenvolupament muscular i esquelètic es produeix de forma paral·lela en tots dos sexes. Resultats similars obtingué COLLOPY (1980) en l'àliga daurada (Aquila chrysaetos). La major precocitat dels mascles no indica que gastin més energia en activitat en relació a les femelles, com han proposat alguns autors (RICHTER, 1983; MOSS, 1979) sinó únicament que ho fan una mica més aviat. Si bé, la metodologia que hem emprat no permet determinar els patrons d'activitat diaris dels polls en funció del seu sexe i per tant la despesa energètica en activitat, no hi ha cap raó per suposar que els mascles malgastin energia en activitats que posteriorment no realitzin les femelles. Per tant no sembla plausible que les diferències en el comportament dels polls puguin reduir les diferències en els requeriments d'aliment de cada sexe.

Tampoc podem afirmar, en base als nostres resultats, que els patrons de desenvolupament conductual puguin actuar com a mecanisme compensador de la mida de niuada i de l'ordre de naixement permetent equilibrar el creixement de polls sotmesos a circumstàncies diferents. A nivell postural i motor no es donen diferències significatives entre els polls corresponent a diferents mides de posta i ordres de naixement. La única diferència indica que els polls darrers tenen més tendència a demostrar comportaments de sol·licitud o gana davant l'observador, i menys por i agressivitat). Caldria realitzar, però, estudis més detallats dels patrons d'activitat diaris dels polls per tal d'aclarir el paper del comportament en aquest sentit.



L'estima dels requeriments energètics d'un poll al llarg del període d'estada al niu és similar al valor estimat per altres autors (SCHNELL, 1958). El patró de consum d'aliment al llarg del creixement es troba sotmès a una forta variabilitat, segurament fruit de la impredictibilitat de les taxes de captura per part dels adults, però també com a conseqüència de la capacitat dels polls de consumir més aliment del necessari i superar, posteriorment, períodes de dejú. El pic màxim de demanda energètica dels polls es produeix a la darrera setmana d'estada al niu, però sembla experimentar una tendència al descens poc abans de l'envol, fenomen ja constatat per SCHNELL (1958) en el mateix astor. Patrons similars de consum han estat trobats en altres rapinyaires com Milvus migrans (KOGA et al., 1989b), Aquila chrysaetos (COLLOPY, 1980), Falco tinnunculus (VEIGA, 1982) o diverses espècies del gènere Buteo (OLENDORFF, 1974). Amb un patró de tals característiques, sembla poc probable que la hipòtesi de la reducció de la reducció del pic de demanda energètica pugui explicar l'existència de l'assincronia de naixement.

Durant els primers dies de vida dels polls els peixaments són realitzats per la femella. Si bé aquest sistema d'alimentació garanteix que tots els polls rebin menjar, el cert és que els polls que accedeixen primer a l'aliment són els que més menjar reben. L'ordre d'accès és bàsicament determinat per l'ordre i l'assincronia de naixement. Quan els polls s'alimenten per si sols es produeix majoritàriament la monopolització per part d'un poll dels recursos en cada episodi d'alimentació, però la identitat del poll no sembla determinada per l'ordre de naixement o la mida, sinó per un torn rotatori basat en els nivells de gana i l'agressivitat. El sistema inicial d'alimentació assegura que tots els polls rebin aliment, però que les quantitats rebudes siguin únicament similars en cas que la competència sigui baixa (parella 4). Cas que l'aliment sigui limitat, els primers polls reben més menjar que els últims, els quals poden acabar morint.

La gran assincronia de naixement que presenta el tercer poll en la niuada de la parella 4 ocasiona una forta jerarquització en els peixaments durant els primers dies que condueixen a la mort d'aquest poll. Posteriorment els peixaments per la femella aconsegueixen reequilibrar la ingesta d'aliment entre els dos polls supervivents. Més tard, quan ja s'alimenten per si sols no s'observen diferències en la ingesta. En la niuada de la parella 12, el grau d'assincronia inicial és molt més reduït i impedeix que el darrer poll mori a causa d'un fort desavantatge inicial, si bé no deixa de produir-se una clara jerarquització en els peixaments, reflectida tant en l'ordre d'alimentació com en la quantitat devorada per cada individu.

Per tant, sembla clar que l'ordre de naixement determina una jerarquia en els peixaments que és efectiva principalment quan els polls són petits i peixats per la femella. Cas que l'assincronia de posta sigui molt acusada, aquest mecanisme pot ser fatal per al darrer poll, que és incapaç d'accedir als peixaments. Els germans més grans accedeixen als millors llocs per a atrapar les becades ofertes per la femella i són més hàbils, ràpids i forts, de forma que el poll més petit sovint no pot competir amb els seus germans. Quan els polls són més grans la jerarquia desapareix i s'estableix un sistema rotatori per medi del qual tots els individus reben menjar.

Contràriament al que opina NEWTON (1978), l'alimentació per part de la femella contribueix a accentuar les diferències en la quantitat d'aliment rebut pels polls ja que manté la jerarquització. Com ja ha constatat LEE (1980) en el cas de l'astor, la femella no realitza cap intentent de distribuir equitativament l'aliment durant els primers dies de vida dels polls. L'allargament del període d'alimentació materna podria ser un mecanisme de manteniment de la jerarquia i no pas un mecanisme que permet una distribució més equitativa de l'aliment, independentment que això passi o no. Aquest mecanisme assegura que els ajustaments en la mida de niuada es produeixin d'hora al llarg de la reproducció, amb el conseqüent estalvi energètic i la garantia que els polls supervivents no es veuran mancats de cap possibilitat d'arribar a l'envol en perfectes condicions.

Quan s'analitza l'evolució de la proporció entre peixaments per part de la femella i peixaments autònoms al llarg del període d'estada al niu (FIGURA 23), s'aprecia que a la parella 12 la femella manté durant més temps els peixaments que a la parella 4. Aquesta podria ser una forma per mitjà de la qual aquesta femella asseguraria el manteniment de la jerarquia fins a una edat més avançada de manera que es pugués produir la reducció de niuada en cas de necessitat. Aquesta necessitat, en canvi, no existeix segurament a la parella 4, ja que la reducció de niuada es produí durant els primers dies. El resultat global d'aquesta diferència entre els dos nius és que a la parella 4 el repartiment total del menjar és més equitatiu que a la parella 12. Curiosament, però, tots els polls que sobreviuen mostren creixements similars, a desgrat de les assimetries observades en la ingesta d'aliment. Similars resultats obté POOLE (1988). L'anàlisi dels patrons de desenvolupament conductual no indica clares diferències entre polls de diferents mides de niuada o ordres de naixement que puguin haver actuat per a compensar les diferències d'aliment ingerit, si bé les petites diferències observades apunten en tal sentit. Tota manera, caldria realitzar estudis detallats de l'activitat dels polls al llarg del seu creixement per a saber fins a quin punt tals mecanismes poden haver actuat o no.

Les raons per la qual els polls més petits poden morir inclús quan els requeriments de tota la niuada no superen els grams totals aportats es troben en la incapacitat de competir eficaçment per l'aliment. Aquesta ineficàcia comporta una despesa inusual d'energia en activitats diferents del creixement en una fase en que la major part de l'energia hauria d'anar dirigida a la producció d'estructures corporals. Pensem que és per aixó que uns nivells exagerats d'assincronia comporten la mort del darrer poll inclús quan l'aliment és abundant. S'han proposat múltiples hipòtesis per explicar l'existència de l'assincronia de naixements en les aus de presa (CLARK & WILSON, 1981). Una de les més exteses i debatudes és la hipòtesi de la reducció de niuada (LACK, 1954; HOWE, 1978) que sosté que l'assincronia és un

mecanisme adaptatiu que estableix una assimetria entre els polls dins de les niuades, fent possible la reducció selectiva de la mida de niuada en cas que l'aliment sigui escàs. Altres teories, no relacionades amb la reducció de niuada, conclouen que aquest darrer fenomen és una conseqüència inevitable de l'assincronia, un cost que s'ha de pagar de cara a conservar un elevat valor adaptatiu de l'assincronia en altres sentits. En tal cas seria esperable trobar mecanismes tendents a reduir aquest cost, realitzant inversions addicionals en els polls més assincrònics que tendissin a contrarestar les assimetries associades a l'assincronia. En molts casos aquest mecanismes compensadors consisteixen en l'aprovisionament diferencial dels ous (HOWE, 1978). Aquest no és el cas de l'astor, en que no s'observa que existeixi cap tipus de patró indicatiu de tals mecanismes compensatoris, essent la mortalitat resultant en els últims polls, molt elevada. Sembla doncs que l'astor presenta una estratègia clarament reduccionista. La mortalitat dels polls d'astor sembla clarament associada a la mida de niuada i a l'ordre de naixement. La mortalitat és més alta i es produeix abans en els polls més joves de les niuades que en els polls més tardans. D'altra banda, la mortalitat s'incrementa notablement els anys més pobres a nivell tròfic (1989), produint-se el principal increment durant la primera setmana de vida dels polls. En aquest sentit, el fet que la reducció de niuada es produeixi d'hora representa un clar avantatge de cara a l'estalvi energètic. Hem vist, però, que no es donen diferències en els patrons d'assincronia entre els diferents anys d'estudi i per tant, hem de concloure que els diferents patrons interanuals de mortalitat són provocats per fenòmens posteriors al naixement dels polls que, interactuant amb un patró d'assincronia fixe, determinen l'aparició o no de la reducció de niuada i el moment en que aquesta es produirà. Coincidint amb BORTOLOTTI (1989) els nostres resultats no indiquen que les femelles siguin capaces d'ajustar el grau d'assincronia de forma adaptativa. Resulta intrigant com es pot produir la reducció de niuada selectiva durant la primera setmana de creixement en el moment en que els requeriments energètics totals són relativament baixos i no

haurien de representar un esforç exagerat per als adults. Els nostres resultats indiquen clarament que l'assincronia facilita la reducció selectiva de niuada en cas de disponibilitat d'aliment baixa, especialment durant la primera setmana de vida dels polls. Per tant, l'assincronia de naixements sembla comportar clars avantatges per a l'astor, si bé indubtablement també comporta costos, ja que en anys bons (1988) hem comprovat la mort de polls al niu a partir de mig desenvolupament rodejats d'abundant aliment, a causa de baralles amb els germans més grans. El patró temporal de mortalitat mostra un fort increment a les dues darreres setmanes d'estada al niu, especialment l'any 1988, fenòmen que no sembla tenir cap sentit a no ser que el cost per fer arribar els polls fins a la independència sigui encara molt elevat. En aquest casos resultaria probablement més favorable el naixement sincrònic dels polls. Sobre els inconvenients de l'assincronia de naixements en aquest sentit també s'han manifestat BRYANT (1978); SKAGEN (1987); BORTOLOTTI (1989), i s'inclinen a pensar que l'assincronia de naixements seria un epifenòmen (MEAD & MORTON, 1985).

Tota manera, els nostres resultats no semblen compatibles amb cap altra de les hipòtesis adaptacionistes proposades per explicar l'existència de l'assincronia de niuada. Els nivells de mortalitat causats per la predació són comparativament molt més baixos que els que s'originen com a conseqüència de l'assincronia de naixements. Per tant d'acord amb RICHTER (1982) la teoria de la reducció de les pèrdues totals proposada per CLARK & WILSON (1981) no seria vàlida en el cas de l'astor, ja que el cost de l'assincronia seria exageradament elevat. Altres hipòtesis postulen que l'assincronia és un mecanisme adaptatiu destinat a reduir la rivalitat entre germans (HAHN, 1981), o la intensitat del pic de demanda energètica (HUSSELL, 1972). Hem vist que la jerarquia dels polls determinada per l'ordre de naixement i l'assincronia tan sols és efectiva durant les dues primeres setmanes de vida dels polls durant les quals pràcticament no es donen lluites entre ells que els puguin causar la mort. Posteriorment el mecanisme jeràrquic és rotatori i no

és determinat per l'assincronia de naixement sinó per la gana dels polls. Per tant, l'assincronia de naixement en l'astor tampoc sembla ser una adaptació bàsicament dirigida a reduir la rivalitat entre polls, la qual sembla bàsicament determinada per la gana. Igualment, la hipòtesi de la reducció en el pic de demanda energètica no sembla plausible en el cas de l'astor, ja que els nivells d'assincronia observats estan força per sota dels nivells necessaris postulats per MOCK & SCHWAGMEYER (1990) per que es donin estalvis significatius. D'altra banda, la forma de la corba de demanda energètica dels polls en funció de l'edat no permet que es produeixin disminucions substancials en la magnitud del pic de màxima demanda energètica en desplaçar lleugerament les corbes corresponents a cada poll. Atenent a la baixa freqüència de infertilitat dels ous d'astor i al fet que el quart ou és més freqüentment infertíl que els altres, la hipòtesi del seguro (STINSON, 1979; ANDERSON, 1990) tampoc sembla apropiada.

La major part de treballs experimentals (veure revisió a AMUNDSEN & STOKLAND, 1988) consistents en alterar artificialment el grau d'assincronia han demostrat que les niuades sincronitzades presenten supervivències més elevades i donen lloc a polls més grans que les niuades normals o exageradament assincròniques. Aquest experiments no solament invaliden la teoria de la reducció de niuada, sinó qualsevol altra que intenti explicar l'avantatge de l'assincronia de forma adaptativa en base a fenòmens que afectin la supervivència o qualitat dels polls després de néixer. Quedarien com a hipòtesis més plausibles aquelles que consideren l'assincronia de naixement com una conseqüència no adaptativa de la necessitat d'iniciar la incubació abans de la posta del darrer ou, ja sigui per a assegurar una correcta protecció dels ous, o com a resultat de processos fisiològics subjacents (MEAD & MORTON, 1985).

Els nostres resultat són perfectament compatibles amb la hipòtesi de la reducció de niuada (LACK, 1954), ja que d'una banda hem vist com la mida de niuada, l'ordre i l'assincronia de naixements

determinen en gran manera l'existència d'una acusada mortalitat diferencial, però a penes diferències en el creixement dels polls, de manera que les probabilitats de supervivència dels joves que arriben a l'envol sembla igual per a tots els polls. L'assincronia de naixements sembla assegurar que en cas de manca d'aliment suficient es produeixi la mort d'uns determinats polls i assegura que la resta es desenvolupin normalment (RICHTER, 1984) ja que, com hem vist, el creixement dels polls en les niuades que han experimentat reducció no es diferencia del de les altres niuades. La mortalitat dels polls no solament és inversament proporcional al rang ordinal dels polls dins de la niuada, sinó que, a més a més, es produeix de forma seqüencial, és a dir, la mortalitat del quart poll es produeix abans que la del tercer etc. Queda poc clara la mortalitat que es produeix en anys bons en que no sembla haver-hi manca d'aliment, en les darreres setmanes de creixement. Aquesta mortalitat també es pot associar a l'assincronia de naixements, però el seu efecte és totalment negatiu ja que, aparentment redueix l'èxit reproductor de les parelles que l'experimenten sense una causa aparent. Si bé el paper de l'assincronia de posta en la determinació de la reducció de niuada no pot ser posat en dubte, queda clara la necessitat de realitzar estudis experimentals amb aquesta o altres espècies que permetin clarificar el significat adaptatiu de la reducció de niuada sota circumstàncies ecològiques diverses. La mort del poll més petit en les niuades més grans podria ser independent fins a cert punt de la disponibilitat d'aliment, de la mateixa manera que passa amb diverses espècies d'àligues (SIMMONS, 1988; MEYBURG, 1974). Tampoc queden clars els mecanismes a través dels quals s'assegura que la mortalitat diferencial del darrer poll es produeixi preferentment els anys dolents, ja que durant els primers dies de vida dels polls no sembla existir problemes per excès de demanda energètica que puguin determinar l'increment de mortalitat en anys pobres. Tampoc hem detectat l'existència de patrons d'assincronia diferencials determinats durant la posta i la incubació que expliquin l'increment de la mortalitat per mecanismes no dependents de la quantitat d'aliment.